VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

КЛАССИКИ НАУКИ





Charles

DARWIN

THE ORIGIN OF SPECIES BY MEANS OF NATURAL SELECTION

OR THE PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE

Sixth edition, with additions
and corrections

LONDON:
John Murray, Albemarle street
1872

Чарлз

ДАРВИН

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДОВ ПУТЕМ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА
ИЛИ
СОХРАНЕНИЕ БЛАГОПРИЯТНЫХ РАС В БОРЬБЕ ЗА ЖИЗНЬ

Издание второе, дополненное
Перевод с шестого издания
(Лондон, 1872)

Ответственный редактор
Академик А. Л. Тахтаджян



САНКТ-ПЕТЕРБУРГ
"НАУКА"
2001

УДК 575
ББК 28.02
Д 20

Серия «Классики науки»
Основана академиком С. И. ВАВИЛОВЫМ в 1945 г.

Редакционная коллегия серии:
П. В. СИМОНОВ (председатель), В. А. КАБАНОВ, С. П. КАПИЦА,
Ю. А. ОСИПЬЯН, А. М. ПРОХОРОВ, А. С. СПИРИН, К. В. ФРОЛОВ,
А. Н. ШАМИН

Издание подготовил доктор биологических наук Я. М. ГАЛЛ

Научное редактирование текста:
Я. М. ГАЛЛ, Я. И. СТАРОБОГАТОВ, А. Л. ТАХТАДЖЯН

Рецензенты:
д-р философских наук А. Б. ГЕОРГИЕВСКИЙ,
член-кор. РАН, д-р биологических наук И. С. ДАРЕВСКИЙ

Дарвин Чарлз.

Происхождение видов путем естественного отбора. 2-е изд., доп. — СПб.: Наука, 2001. 568 с. — (Сер. «Классики науки»).

ISBN 5-02-026166-1

В книге представлен полный текст перевода с шестого английского издания, заново сверенный с оригиналом. Внесено много изменений в соответствии с современными требованиями, предъявленными к научным переводам. Восстановлены многие термины Дарвина, вошедшие в международную научную терминологию и современный русский язык. Текст снабжен комментарием, отражающим основные дополнения и изменения, которые вносил Дарвин, в результате чего в одной книге читатель может получить представление о всех шести английских изданиях. Сопроводительные статьи посвящены истории и современному состоянию эволюционной теории и снабжены обширными библиографиями.

ТП-2002-I-№ 241

ISBN 5-02-026166-1

© Издательство «Наука», перевод, предисловие, комментарии, составление, 2001
© Российская академия наук и издательство «Наука», серия «Классики науки» (разработка, оформление), 1945 (год основания), 2001

ПРЕДИСЛОВИЕ

В 1864 г. в переводе проф. ботаники Московского университета С. А. Рачинского впервые появилось на русском языке «Происхождение видов» Чарлза Дарвина. В 1896 г. по шестому английскому изданию был издан новый перевод, редактором которого был К. А. Тимирязев. Перевод был сделан самим К. А. Тимирязевым при участии М. А. Мензбира, А. П. Павлова и А. И. Петровского. Этот лучший из имеющихся русских переводов был положен в основу всех последующих изданий, включая и настоящее. Перевод К. А. Тимирязева отличается высоким качеством и исключительным владением русским и английским языками.

В 30-е гг. в нашей стране вышло несколько изданий «Происхождения видов». Так, в 1937 г. академик Н. И. Вавилов издал перевод К. А. Тимирязева с исправлениями. Отмечая мастерство автора перевода, Н. И. Вавилов писал: «Внесенные нами исправления, конечно, тоже не являются исчерпывающими, и в дальнейших изданиях, вероятно, придется внести новые улучшения в русском переводе» (с. 49).

В 1939 г. в 3-м томе академического собрания сочинений Ч. Дарвина вновь был издан перевод под редакцией К. А. Тимирязева. Много исправлений внесли А. Д. Некрасов и С. Л. Соболь, которые были лучшими специалистами в области дарвиновой историографии в нашей стране. С той поры на русском языке не выходило полного текста «Происхождения видов», за исключением издания начала 50-х гг., снабженного антинаучными комментариями, ссылками и сопроводительной статьей лысенковского толка. Полный текст «Происхождения видов» стал фактически недоступен. Книга практически исчезла из библиотек.

В начале 60-х гг. планировалось новое академическое издание книги Ч. Дарвина, которое по неизвестным нам причинам не было осуществлено. Текст для нового издания, по предложению С. Л. Соболя, подготовил ученик акад. И. И. Шмальгаузена проф. А. Л. Зеликман. Он выполнил гигантскую работу по сверке и редактированию русского перевода и кардинально его улучшил. К счастью, рукопись, которую подготовил А. Л. Зеликман, сохранилась. Она была завещана Сектору истории и теории эволюционного учения С.-Петербургского отдела Института истории естествознания и техники АН СССР.

При подготовке настоящего издания Я. М. Галл, Я. И. Старобогатов, А. Л. Тахтаджян заново сверили текст перевода с оригиналом, учтя работу

своих предшественников, в особенности А. Л. Зеликмана. Ф. И. Кричевская еще раз вдумчиво сверила перевод с оригиналом, при этом существенно улучшила текст в литературном отношении и исправила многие неточности. Эта работа была необходима, потому что требовалось привести текст в соответствие с современными требованиями, предъявляемыми к научным переводам. Не менее важно и то, что за последние десятилетия сама эволюционная теория развивалась высокими темпами и в русский язык вошло много международных терминов, которые присутствовали в «Происхождении видов» и ранее искусственно заменялись русскими словами. Поэтому принципиально важные новшества прежде всего коснулись правильного перевода на русский язык основных терминов теории Ч. Дарвина. В целях максимально точного воспроизведения классического текста редакторы перевода восстановили терминологию, которой пользовался сам Ч. Дарвин.

В первых пяти изданиях Ч. Дарвин не употреблял понятия «эволюция», которое в его время еще применялось для обозначения индивидуального развития. Лишь в шестом издании, возражая критикам своей теории, Ч. Дарвин несколько раз употребил понятия «эволюция» и «эволюционисты» в современном значении. Обычно же он пользовался выражением «общность происхождения, сопровождаемая модификацией». Во всех изданиях это выражение переводилось как «видоизменение». В настоящем издании восстановлено выражение Ч. Дарвина, которое передает дух времени.

Термин variation переводился как «изменение». Мы заменили его словом «вариация», что более точно отражает суть обозначаемого явления и снимает многие возражения и недоразумения, которые возникают при чтении «Происхождения видов». Более того, термин «вариация» широко вошел в генетику и современную эволюционную теорию, практически в том же смысле, в каком его употреблял Ч. Дарвин. Конечно, в этой связи variability лучше всего было бы перевести как «вариабельность». Но в наших умах так крепко укоренилось понятие «изменчивость», что мы не решились нарушить эту традицию. Divergence, domestication, gradual переведены как «дивергенция», «доместикация», «градуальный», и это находится в полном соответствии с международной терминологией, которая вошла в наш научный язык. О термине «градуальный» следует сказать особо. Обычно он переводился как «постепенный». Однако в последние годы появился большой поток литературы, которая посвящена градуализму Ч. Дарвина, и термин «градуализм» вошел в наш язык. Наконец, выражение selection by man переводилось как «искусственный отбор». Но последнее выражение появилось уже после Ч. Дарвина (artificial selection). Нет сомнений в том, что выражение Ч. Дарвина следует переводить как «отбор, производимый человеком».

В соответствии с правилами, принятыми в редколлегии «Классики науки», настоящее издание выполнено по последнему прижизненному изданию автора, т. е. по шестому изданию, и снабжено комментариями. Основная задача комментариев состояла в том, чтобы проследить эволюцию текста от первого до последнего издания. В результате в рамках одной

книги читатель имеет возможность ознакомиться со всеми шестью изданиями. Текстологический анализ позволил комментаторам выявить основные вставки и дополнения, которые вносились Дарвином в разные издания и которые сохранялись до последнего или устранялись в каком-либо из промежуточных изданий. При этом была использована и незаконченная рукопись Ч. Дарвина, которая условно названа «Естественный отбор». Рукопись готовилась с 1856 по 1858 г. и была впервые опубликована в Великобритании в 1975 г. Публикация рукописи позволила вовлечь в научный оборот материалы, о которых в «Происхождении видов» упоминается лишь вскользь. Удалось также конкретизировать и уточнить многие положения теории Ч. Дарвина, так как «Происхождение видов» готовилось в спешке, с большим сокращением фактического материала и без необходимых библиографических ссылок, что было вызвано независимым открытием естественного отбора Уоллесом. Комментарий может быть использован для дальнейшей работы в области дарвиновой историографии. При подготовке комментария неоценимую помощь сыграло издание: The origin of species by Ch. Darwin: A variorum text / Ed. M. Peckham. Philadelphia, 1959. 816 p.

Считаем приятным долгом выразить благодарность д-ру философских наук А. Б. Георгиевскому и чл.-кор. АН СССР И. С. Даревскому, которые при рецензировании рукописи и сопроводительных материалов сделали очень ценные замечания и рекомендации, большинство из которых нами учтено. Огромный и очень скрупулезный труд выполнили Л. Г. Строгонова и Т. Горлина, которые перепечатали рукопись. Л. Г. Строгонова высокопрофессионально подготовила рукопись после многочисленных правок и редактирования.

Я. М. Галл, А. Л. Тахтаджян

«Но по отношению к материальному миру мы можем допустить по крайней мере следующее: мы можем видеть, что явления вызываются не отдельными вмешательствами Божественной силы, оказывающей свое влияние в каждом отдельном случае, но установлением общих законов».

Whewell: Bridgewater Treatise

«Единственное определение значения слова „естественный“ это — *установленный, фиксированный* или *упорядоченный*; ибо не есть ли естественное то, что требует или предполагает разумного агента, который делает его таковым, *то есть* осуществляется им постоянно или в установленное время, точно так же как сверхъестественное или чудесное — то, что осуществляется им только однажды».

Butler: Analogy of Revealed Religion.

«Заключаем поэтому, что ни один человек, ошибочно переоценивая здравый смысл или неправильно понимая умеренность, не должен думать или утверждать, что человек может зайти слишком глубоко в своем исследовании или в изучении книги слова Божия или книги творений Божиих, богословия или философии; но пусть люди больше стремятся к бесконечному совершенствованию или успехам в том или в другом».

Bacon: Advancement of Learning.

Даун, Бекенгэм, Кент
Первое издание, 24 ноября 1859 г.
Шестое издание, январь 1872 г.

ДОПОЛНЕНИЯ И ПОПРАВКИ К ШЕСТОМУ ИЗДАНИЮ[1]

В предыдущем и настоящем изданиях сделаны многочисленные мелкие поправки, касающиеся различных вопросов, в зависимости от того, сделались ли те или иные данные до некоторой степени более или, наоборот, менее доказательными. Самые важные исправления и некоторые дополнения в настоящем томе представлены в таблице, приведенной ниже, для удобства тех, кто интересуется этим предметом и у кого имеется пятое издание. Второе издание было почти точным воспроизведением первого. Третье издание было сильно исправлено и дополнено, а четвертое и пятое — еще больше. Так как экземпляры настоящего издания будут отправлены за границу, то, может быть, будет полезно сообщить данные относительно иностранных изданий. Третье французское и второе немецкое издания были сделаны с третьего английского, с некоторыми добавлениями, сделанными в четвертом издании. Первая половина нового, четвертого французского издания переведена полковником Мулинье с пятого английского издания, а вторая половина — с настоящего издания. Третье немецкое издание, под редакцией профессора Виктора Каруса, было сделано с четвертого английского издания; пятое подготовляется тем же автором с настоящего издания. Второе американское издание было напечатано по второму английскому с некоторыми добавлениями, сделанными в третьем издании; третье американское издание напечатано с пятого английского. Итальянский перевод сделан с третьего, голландский и три русских — со второго английского и шведский — с пятого английского издания.

ON

THE ORIGIN OF SPECIES

BY MEANS OF NATURAL SELECTION,

OR THE

PRESERVATION OF FAVOURED RACES IN THE STRUGGLE FOR LIFE.

BY CHARLES DARWIN, M.A.,

FELLOW OF THE ROYAL, GEOLOGICAL, LINNÆAN, ETC., SOCIETIES;
AUTHOR OF 'JOURNAL OF RESEARCHES DURING H. M. S. BEAGLE'S VOYAGE ROUND THE WORLD.'

LONDON:
JOHN MURRAY, ALBEMARLE STREET.
1859.

The right of Translation is reserved.

Титульный лист первого издания «Происхождения видов».

Таблица 1

Дополнения и поправки к шестому изданию

Страницы настоящего издания	Главные дополнения и поправки
84	Влияние на естественный отбор случайного истребления
114	О конвергенции видовых форм
151	Описание земляного дятла Ла-Платы изменено
155	О модификации глаза
158	Переходы путем ускорения или замедления периода воспроизведения
159	Добавлено описание электрического органа рыб
160	Аналогичное сходство между глазами головоногих и позвоночных
162	Клапаред об аналогичном сходстве прицепок для охватывания волос у Acaridae
170	Вероятное значение гремушки для гремучей змеи
171	Гельмгольц о несовершенстве человеческого глаза
175	Первая часть этой новой главы состоит из сильно измененных разделов главы IV предыдущих изданий Вторая, более обширная часть написана вновь и посвящена главным образом предполагаемой недостаточности естественного отбора для объяснения начальных стадий полезных органов. Здесь обсуждаются также причины, препятствующие во многих случаях приобретению полезных органов путем естественного отбора. Наконец, приведены доводы, позволяющие сомневаться в возможности крупных и внезапных изменений. Здесь также мимоходом рассмотрены градации признака, часто сопровождаемые переменой функции
217	Подкреплено утверждение относительно выбрасывания из гнезда молодыми кукушками своих сводных братьев
218	О кукушкообразных привычках Molothorus
242	О фертильности гибридных бабочек Обсуждение вопроса о том, что фертильность гибридов, не приобретенная путем естественного отбора, уменьшалась и модифицировалась
253	Добавлено и изменено о причинах стерильности гибридов
285	Pirgoma, найденная в мелу
301	Вымершие формы связывают друг с другом ныне существующие группы
326	О земле, пристающей к ногам перелетных птиц
340	О широком географическом распространении пресноводной рыбы
367—368	Расширено и изменено обсуждение вопроса об аналогичных сходствах
375—376	Гомологичное строение ног некоторых сумчатых
377	О серийных гомологиях — исправлено
378	М-р Э. Рей Ланкестер о морфологии
380	О бесполом размножении у Chironomus
393	О происхождении рудиментарных частей — исправлено
397	Краткое повторение о стерильности гибридов — исправлено
401	Краткое повторение об отсутствии ископаемых [в отложениях, находящихся] под кембрийской системой — исправлено
412	Естественный отбор не является исключительным фактором модификации видов, что и утверждается на протяжении всей этой книги
414	Еще до недавнего времени вера в независимое сотворение видов широко поддерживалась натуралистами

ИСТОРИЧЕСКИЙ НАБРОСОК РАЗВИТИЯ ВОЗЗРЕНИЙ НА ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДОВ, ПРЕДШЕСТВОВАВШИХ ПУБЛИКАЦИИ ПЕРВОГО ИЗДАНИЯ ЭТОГО ТРУДА

Я приведу здесь краткий очерк развития воззрений на происхождение видов. До последнего времени значительное большинство натуралистов верило, что виды представляют нечто неизменное и были созданы обособленно (separately). Воззрение это искусно поддерживалось многими авторами. С другой стороны, некоторые натуралисты полагали, что виды подвергаются модификации и что существующие формы жизни произошли путем подлинного зарождения (true generation) от ранее существовавших форм. Не останавливаясь на неопределенных намеках по данному вопросу у классических авторов,* отметим, что первым автором, кто в новое время обсуждал его, был Бюффон (Buffon). Но так как его мнения сильно менялись в разное время и так как он не касался причин или способов трансформации видов, я могу не вдаваться здесь в подробности.

Ламарк (Lamarck) был первым, чьи выводы по этому вопросу привлекли к себе большое внимание. Этот по справедливости знаменитый естествоиспытатель, впервые опубликовав свои воззрения в 1801 году, значительно расширил их в 1809 году в своей «Philosophie Zoologique» и еще позднее в 1815 году во введении к «Hist. Nat. des Animaux sans Vertébres». В этих трудах он поддерживает учение о том, что все виды, включая человека, произошли от других видов. Он первый оказал выдающуюся услугу тем, что привлек внимание к вероятности того, что все изменения в органи-

---

* Аристотель в своих «Physicae Auscultationes» (lib. 2, cap. 8, p. 2), заметив, что дождь идет не затем, чтобы способствовать урожаю хлебов, точно так же как и не для того, чтобы испортить хлеб, который молотят на дворе, применяет тот же аргумент и к организму, он добавляет [как переводит это место Клэр Грэс (Clair Grece), первый обративший на него мое внимание]: «Так что же препятствует, чтобы таким же образом обстояло в природе дело и с частями (животных), чтобы, например, по необходимости передние зубы вырастали острыми, приспособленными для разрывания, а коренные — широкими, годными для перемалывания пищи, так как не ради этого они возникли, но это совпало (случайно)? Так же и относительно прочих частей, в которых, по-видимому, наличествует „ради чего". Где все (части) сошлись так, как если бы это произошло ради определенной цели, то эти сами собой выгодно составившиеся (существа) сохранились. Те же, у которых получилось иначе, погибли и погибают. . .» (см.: Аристотель. Собр. соч. М., 1981. Т. 3. С. 97—98).[1]

ческом мире, как и в неорганическом, происходили в результате закона, а не вследствие чудесного вмешательства. Ламарк, по-видимому, пришел к своему заключению о градуальном изменении видов главным образом на основании трудностей в различении видов и разновидностей, почти нечувствительных переходов между формами в определенных группах и по аналогии с домашними животными и культурными растениями. Что касается причин модификации, то он приписывал кое-что непосредственному действию физических условий жизни, кое-что — скрещиванию между существующими уже формами и многое — употреблению и неупотреблению, т. е. результатам привычки. Этому последнему фактору он, по-видимому, приписывал все прекрасные адаптации в природе, как например длинная шея жирафы, служащая для объедания ветвей деревьев. Но он верил также в закон прогрессивного развития, а так как все живые существа стремятся при этом к прогрессу, то для объяснения существования в настоящее время и простейших форм он допускал, что они и сейчас появляются путем спонтанного зарождения.*

Жоффруа Сент-Илер, как сформулировано в его «Life», написанной его сыном уже в 1795 году, подозревал, что так называемые виды суть только различные дегенерации (degenarations) одного и того же типа. Но до 1828 года он не высказывал в печати свое убеждение, что формы не были увековечены с начала происхождения всех вещей. Причину изменения Жоффруа, по-видимому, усматривал главным образом в условиях существования, или «monde ambiant». Он был осторожен в своих заключениях и не верил в то, что существующие виды и сейчас подвергаются модификации, и, как добавляет его сын: «C'est donc un problème à réserver entièrement à l'avenir, supposé même que l'avenir doive avoir prise sur lui» («Итак, эту проблему надо всецело предоставить будущему, если, конечно, предположить, что в будущем ею пожелают заниматься»).

В 1813 году д-р У. Ч. Уэллз (W. C. Wells) прочел в Королевском обществе «An Account of a Whiate Female, part of whose skin resembles that of a Negro»; но статья эта не была напечатана до появления в 1818 году его знаменитых «Two Essays upon Dew and Single Vision»).[2] В этой работе он определенно признает принцип естественного отбора, и это первое кем-либо высказанное признание этого принципа; но Уэллз применяет его

* Я заимствовал дату первой публикации Ламарка у Исидора Жоффруа Сент-Илера (Hist. Nat. Genérale, 1859, t. II, p. 405), в превосходной истории воззрений по этому вопросу. В этой работе дается полное объяснение заключения Бюффона по этому предмету. Любопытно, как широко мой дед Эразм Дарвин (Erasmus Darwin) предвосхитил взгляды и ошибочные мнения Ламарка в своей «Зоономии» (vol. 1, p. 500—510), которая была опубликована в 1794 году. В соответствии с Исидором Жоффруа, не подлежит сомнению, что Гёте (Goethe) был крайним приверженцем подобных взглядов, как это видно из введения к труду, написанному в 1794 и 1795 годах, но изданному значительно позднее; он вполне определенно отметил («Goethe als Naturforscher» д-ра Карла Мединга (Karl Meding)), что в будущем натуралиста должен занимать вопрос, например, как приобрел рогатый скот свои рога, а не то, как они используются. Замечательным примером того, каким образом сходные воззрения возникают в одно и то же время, является тот факт, что Гёте в Германии, д-р Дарвин в Англии и Жоффруа Сент-Илер (как мы сейчас увидим) во Франции пришли к одинаковому заключению о происхождении видов в течение 1794—1795 годов.

только по отношению к человеческим расам и то в применении к некоторым только признакам. Указав, что негры и мулаты обладают иммунитетом к некоторым тропическим болезням, он замечает, во-первых, что все животные имеют склонность варьировать в известной степени и, во-вторых, что сельские хозяева отбором улучшают своих одомашненных животных; затем он добавляет: то, что в последнем случае достигается «искусством, по-видимому, с одинаковым успехом, хотя и более медленно, осуществляется природой в процессе образования разновидностей человека, приспособленных к странам, ими обитаемым. Из случайных разновидностей человека, которые могли встречаться среди первых немногочисленных и рассеянных обитателей средних областей Африки, одна какая-нибудь, может быть, была лучше остальных приспособлена к перенесению местных болезней. Эта раса могла, следовательно, численно увеличиться, между тем как другие должны были убывать не только вследствие невозможности противостоять болезни, но вследствие их неспособности конкурировать со своими более сильными соседями. Цвет этой более сильной расы, на основании сказанного, мог быть черным. Но так как склонность к образованию разновидностей все еще сохраняется, то с течением времени могла образовываться все более и более темная раса, и так как самая темная могла оказаться наилучше приспособленной к климатическим условиям, то она должна была стать со временем преобладающей, если даже не единственной расой в той стране, в которой она возникла». Затем он распространяет свои воззрения и на белых обитателей более холодных стран. Я обязан м-ру Роули (Rowley) из Соединенных Штатов тем, что он обратил мое внимание через м-ра Брейса (Brace) на приведенный выше отрывок из сочинения д-ра Уэллза.

Преподобный У. Херберт (W. Herbert), впоследствии Декан манчестерский, в 4-м томе «Horticultural Transactions» за 1822 год и в своем труде «Amaryllidaceae» (1837, р. 19, 339) утверждает, что «садоводческие опыты поставили вне всякого сомнения то, что ботанические виды — только разновидности высшего порядка и более постоянные». Он распространяет это воззрение и на животных. Декан полагает, что в каждом роде было сотворено по одному виду, отличавшемуся первоначально крайней пластичностью, и уже эти виды, главным образом путем скрещивания, но также и путем вариации произвели все ныне существующие виды.

В 1826 году проф. Грант (Grant) в заключительном параграфе своей широко известной работы о Spongilla («Edinbourgh Philosophical Journal», vol. XIV, р. 283) вполне определенно декларирует свою веру в то, что виды происходят от других видов и что они совершенствуются в процессе модификации. То же воззрение им высказано в его 55-й лекции, напечатанной в «Lancet» за 1834 год.

В 1831 году м-р Патрик Маттью (Patrick Matthew) издал свой труд «Naval Timber and Arboriculture», где высказывает воззрение на происхождение видов, совершенно сходное с тем (как сейчас увидим), которое было высказано м-ром Уоллесом (Wallace) и мною в «Linnean Journal» и подробно развито в настоящем томе. По несчастью, воззрение это было высказано м-ром Маттью очень кратко, в форме отрывочных замечаний,

в приложении к труду, посвященному другому вопросу, так что оно осталось незамеченным, пока сам м-р Маттью не обратил на него внимания в «Gardner's Chronicle» 7 апреля 1860 года. Различия между воззрениями м-ра Маттью и моими несущественны: он, по-видимому, полагает, что мир в последовательные периоды почти лишался своего населения и затем заселялся вновь, и в качестве одной из возможностей допускает, что новые формы могли зарождаться «в отсутствие той или иной формы или зачатка уже прежде существовавших агрегатов». Я не уверен, вполне ли я понял некоторые места, но кажется, что он придает большое значение прямому действию условий жизни. Во всяком случае, он ясно видел всю силу принципа естественного отбора.

Знаменитый геолог и натуралист фон Бух (Buch) в своей превосходной «Description Physique des Isles Canaries» (1836, p. 147) ясно выражает свою веру, что разновидности медленно превращаются в постоянные виды, которые уже более не способны к скрещиванию.[3]

Рафинеск (Rafinesque) в своей «New Flora of North America», вышедшей в 1836 году, пишет (p. 6): «Все виды могли быть когда-то разновидностями, и многие разновидности постепенно (gradually) становятся видами, приобретая постоянные и специфические признаки», но добавляет далее (p. 18): «. . .за исключением первоначальных типов или предков рода».

В 1843—1844 годах проф. Холдимен (Haldeman) («Boston Journal of Nat. Hist. U. States», vol. V, p. 468) искусно сопоставил аргументы за и против гипотезы развития и модификации видов; сам он, по-видимому, склоняется в ее пользу.

«Vestiges of Creation» появились в 1844 году. В десятом, значительно исправленном издании этой книги (1853) анонимный автор говорит (p. 155): «Вывод, основанный на многочисленных соображениях, заключается в том, что различные ряды одушевленных существ, начиная с простых и наиболее древних и кончая высшими и наиболее поздними, действием промысла Божия являются результатом двух импульсов: во-первых, импульса, сообщенного формам жизни, который в определенное время продвигал их посредством размножения через известные ступени (grades) организации, завершившиеся высшими двудольными и позвоночными; эти ступени были немногочисленны и отмечались обыкновенно перерывами в признаках организации, создающими практические трудности при установлении родства; во-вторых, другого импульса, связанного с жизненными силами, стремящимися в череде поколений модифицировать органические структуры в соответствии с внешними условиями, каковы пища, свойства местообитания и метеорологические факторы, создавая „адаптации“, как их называют в естественной теологии». По-видимому, автор полагает, что прогресс развивался внезапными скачками (sudden leaps), но что последствия, вызванные условиями жизни, градуальны. Он приводит весьма сильные доводы общего характера в пользу того, что виды — это не неизменные произведения. Но я не вижу, каким образом два предполагаемые им «импульса» могут дать научное объяснение многочисленных и прекрасных коадаптаций, которые мы повсюду встречаем в природе; я не вижу, чтобы этим путем мы могли понять, каким образом, например, дя-

тел оказался адаптированным к специфическому образу жизни. Книга эта, благодаря сильному и блестящему стилю, на первых же порах приобрела широкий круг читателей, несмотря на малую достоверность сообщаемых в первых изданиях сведений и отсутствие научной осторожности. По моему мнению, она оказала в Англии существенную пользу, обратив внимание на данный вопрос, устранив предрассудки и подготовив таким образом почву для принятия аналогичных воззрений.

В 1846 году маститый геолог М. Ж. д'Омалиюс д'Аллуа (M. J. d'Omalius d'Halloy) в небольшой, но превосходной статье («Bulletins de l'Acad. Roy. Bruxelles», t. XIII, p. 581) высказал мнение, что новые виды образовались скорее путем происхождения, сопровождаемого модификацией (by descent with modification), чем сотворения каждого из них в отдельности: автор впервые обнародовал это мнение в 1831 году.

Проф. Оуэн (Owen) в 1849 году («Nature of Limbs», p. 86) писал следующее: «Идея архетипа обнаружилась во плоти в разнообразных модификациях, существовавших на этой планете задолго до появления тех видов животных, в которых она проявляется теперь. На какие естественные законы или вторичные причины были возложены правильная последовательность и прогрессия этих органических явлений, нам пока неизвестно». В своем президентском Адресе Британской ассоциации в 1858 году он упоминает (p. LI) об «аксиоме непрерывного действия творческой силы или предустановленного становления живых существ». Далее (p. XC), касаясь географического распространения, он добавляет: «Явления эти заставляют нас усомниться в том, что Apteryx из Новой Зеландии и красный тетерев в Англии созданы каждый на соответствующем острове и исключительно для них. Да и вообще не следует никогда упускать из виду, что под выражением „сотворение" зоолог имеет в виду „неизвестный ему процесс"». Он развивает эту идею, добавляя, что во всех случаях, подобных примеру с красным тетеревом, которые «зоолог перечисляет как доказательство отдельного сотворения птицы и для данных островов и только для них, он главным образом выражает мысль, что не знает, каким образом красный тетерев очутился там и почему он нигде больше не встречается; этим способом выражения, обнаруживающим его незнание, зоолог высказывает свою уверенность, что и птица, и остров обязаны своим происхождением той же великой Творческой Первопричине». Если мы попытаемся истолковать эти два положения, высказанные в том же Адресе, одно при помощи другого, то придем к заключению, что именитый философ в 1858 году уже не был уверен в том, что Apteryx и красный тетерев появились впервые там, где они теперь находятся, «неизвестно каким образом», или благодаря некоторому процессу, который «неизвестен ему».

Этот Адрес был произнесен публично уже после того, как статьи о Происхождении Видов м-ра Уоллеса и моя, о которых сейчас будет упомянуто, были прочитаны в Линнеевском обществе. При появлении первого издания этой книги я, наравне со многими другими, был так глубоко введен в заблуждение выражением «непрерывное действие творческой силы», что включил проф. Оуэна наряду с другими палеонтологами в число ученых, глубоко убежденных в неизменяемости видов; но оказывается («Anat.

of Vertebrates», vol. III, p. 796), что это была с моей стороны недопустимая ошибка. В последнем издании настоящего сочинения я сделал вывод, который и теперь представляется мне совершенно правильным, на основании места его книги, начинающегося словами: «не подлежит сомнению, что типовая форма (type-form)» и т. д. (ibid., vol. I, p. XXXV), что проф. Оуэн допускает, что естественный отбор мог играть некоторую роль в образовании новых видов; но это оказывается неточным и бездоказательным (ibid., vol. III, p. 798). Я приводил также выдержки из переписки между проф. Оуэном и редактором «London Review», из которых этому редактору, так же как и мне, представлялось очевидным, что проф. Оуэн утверждал, будто он еще до меня провозгласил теорию естественного отбора; я выразил свое удивление и удовольствие по поводу этого заявления; но насколько можно понять из некоторых мест, недавно им опубликованных (ibid., vol. III, p. 798), я снова ошибся, отчасти или вполне. Могу утешаться только мыслью, что не я один, а и другие находят эти противоречивые сочинения проф. Оуэна малопонятными и трудно между собой примиримыми. Что же касается до простого провозглашения принципа естественного отбора, то совершенно несущественно, является ли проф. Оуэн моим предшественником или нет, так как из приведенного исторического очерка видно, что д-р Уэллз и м-р Маттью задолго опередили нас обоих.

Г-н Исидор Жоффруа Сент-Илер в своих лекциях, читанных в 1850 году (резюме которых появилось в «Revue et Mag. de Zoologie», Jan. 1851), приводит вкратце основания, заставляющие его поверить в то, что видовые признаки «sont fixés, pour chaque espéce, tant qu'elle se perpétue au milieu des mêmes circonstances; ils se modifient, si les circonstances ambiantes viennent à changer». «En résumé, *l'obsérvation* des animaux sauvages démontre déjà la variabilité *limitée* des espèces. Les *expériences* sur les animaux sauvages devenus domestiques, et sur les animaux domestiques redevenus sauvages, la démontrent plus clairement encore. Ces mêmes expériences prouvent, de plus, que les différences produites peuvent être de *valeur générique*» («каждого вида устойчивы до тех пор, пока он продолжает оставаться в одних и тех же условиях; они модифицируются, как только начинают меняться окружающие условия»). «В итоге уже *наблюдение* над дикими животными обнаруживает *ограниченную* изменчивость видов. Опыты над одомашненными дикими животными и вновь одичавшими домашними животными подтверждают это с еще большей ясностью. Кроме того, эти же опыты доказывают, что произведенные различия могут иметь *значение родовых*». В своей «Hist. Nat. Générale» (1859, t. II, p. 430) он развивает аналогичные выводы.

Из циркуляра, недавно напечатанного д-ром Фрики (Freke), оказывается, что в 1851 году («Dublin Medical Press», p. 322) он выдвинул учение о происхождении всех органических существ от одной изначальной формы. В основе его взгляды и трактовка вопроса совершенно отличаются от моих; но так как д-р Фрики теперь (в 1861 году) сам издал свой очерк «The Origin of Species by Means of Organic Affinity», то с моей стороны было бы излишним предпринимать трудную задачу изложения его идей.

М-р Херберт Спенсер (Herbert Spencer) в очерке (первоначально появившемся в «Leader» в марте 1852 года и перепечатанном в его «Essays» в 1858 году) с замечательной силой и искусством сопоставил теорию Творения и теорию Развития органических существ. Исходя из аналогии с домашними формами, из изменений, претерпеваемых зародышами многих видов, из трудности различения видов и разновидностей и из принципа общей градации, он заключает, что виды модифицировались, и приписывает эти модификации переменам в окружающих условиях. Тот же автор (1855) изложил и психологию исходя из принципа неизбежности приобретения всех умственных свойств и способностей путем градации.

В 1852 году выдающийся ботаник Нодэн (Naudin) в замечательной статье о Происхождении Видов («Revue Horticole», p. 102, позднее частично перепечатанной в «Nouvelles Archives du Muséum», t. 1, p. 171) определенно высказал свое убеждение в том, что виды образуются способом, аналогичным образованию разновидностей в условиях культивации, а этот последний процесс он приписывает способности человека производить отбор. Но он не указывает, каким образом отбор действует в природе. Подобно Декану Херберту, он полагает, что при своем первоначальном возникновении виды были более пластичны, чем теперь. Он придает большой вес тому, что называет принципом финальности: «puissance mysterieuse, indeterminée; fatalité pour les uns; pour les autres, volouté providentielle, dont l'action incessante sur les ètres vivants detérmine, a toutes les époques de l'existence du monde, la forme, le volume, et le durée de chacum d'eux, en raison de sa destinée dans l'ordre des choses dont il fait partie. C'est cette puissance qui harmonise chaque membre à l'ensemble, en l'appropriant à la fonction qu'il doit remplir dans l'organisme général de la nature, fonction qui est pour lui sa raison d'être» * («Неопределенная, таинственная сила; рок для одних; для других — воля провидения, непрекращающееся действие которой на живые существа определяет во все эпохи существования мира форму, объем и долговечность каждого из них в соответствии с его назначением в том порядке вещей, частью которого оно является. Это та сила, которая устанавливает гармонию между отдельным членом и целым, приспособляя его к той функции, которую он должен выполнять в общем организме природы, функцию, в которой заключается смысл его существования»).

* По мнению Бронна (Bronn) в его «Untersuchungen über die Entwickelungs-Gesetze» оказывается, что знаменитый ботаник и палеонтолог Унгер (Unger) в 1852 году печатно высказывал свое убеждение в том, что виды подвергаются развитию и модификации. Дальтон (D'Alton) в совместном исследовании Пандера (Pander) и Дальтона над ископаемыми ленивцами высказал в 1821 году сходное убеждение. Подобные воззрения, как хорошо известно, высказывались Океном (Oken) в его мистической «Natur-Philosophie». На основании других ссылок, встречающихся в книге Годрона (Godron) «Sur l'Espece», оказывается, что Бори Сент-Венсан (Bory St.-Vincent), Бурдах (Burdach), Пуаре (Poiret) и Фрис (Fries) допускали, что новые виды постоянно возникают вновь.

Я могу добавить, что из упоминаемых в этом историческом наброске 34 авторов, убежденных в модификации видов или по крайней мере не верующих в отдельные творческие акты, 27 были авторами специальных исследований в различных областях естественной истории или геологии.

В 1853 году известный геолог граф Кайзерлинг (Keyserling) («Bulletin de la Soc. Géolog.», 2nd Ser., t. X, p. 357) высказал мысль, что, подобно тому как новые болезни, вызываемые, как предполагают, какими-то миазмами, возникали и распространялись по всему свету, так в известные периоды зародыши нынешних видов могли подвергаться химическому воздействию своеобразных окружающих их молекул и таким образом давать начало новым формам.

В том же 1853 году д-р Шафгаузен (Schaffhausen) («Verhand. des Naturhist. Vereins der Preuss. Rheinlands», etc.) издал превосходный памфлет, в котором он доказывает прогрессивное развитие органических форм на земле. Он высказывает заключение, что многие виды сохранились неизменными в течение долгих периодов, между тем как некоторые модифицировались. Различия между видами он объясняет исчезновением ряда промежуточных форм. Таким образом, современные растения и животные не отделяются от вымерших новыми актами творения, а должны быть рассматриваемы как их потомки посредством непрерывного воспроизведения». Известный французский ботаник г-н Лекок (Lecoq) пишет в 1854 году («Etudes sur Géograph. Bot.», t. I, p. 250): «Таким образом, наши исследования относительно постоянства или изменения вида прямо приводят нас к идеям, провозглашенным двумя по справедливости знаменитыми людьми — Жоффруа Сент-Илером и Гёте». Но другие места, разбросанные в обширном труде г-на Лекока, вызывают сомнение: как далеко он распространяет свою точку зрения на модификацию видов.[4]

«Философия Творения» мастерски обработана преподобным Баденом Поуэллом (Baden Powell) в его книге «Essays on the Unity of World» 1855 года. С поразительной ясностью он доказывает, что появление новых видов есть «правильное, а не случайное явление», или, выражаясь словами сэра Джона Хершеля (John Herschel), «естественный процесс в противоположность чудесному».

Третий том «Journal of the Linnean Society» содержит статьи, представленные 1 июля 1858 года м-ром Уоллесом и мною и заключающие, как видно из вводных замечаний к настоящему труду, теорию Естественного Отбора, высказанную м-ром Уоллесом с замечательной силой и ясностью.

Фон Бэр (Baer), пользующийся таким глубоким уважением зоологов, приблизительно около 1859 года (см.: «Zoologisch-Anthropologische Untersuchungen» проф. Рудольфа Вагнера (Rudolph Wagner), 1861, S. 51) выразил свое убеждение, основанное главным образом на законах географического распространения, что формы, в настоящее время совершенно различные, происходят от единой родоначальной формы.[5]

В июне 1859 года проф. Хаксли (Huxley) прочел в Королевском институте лекцию «Persistent Types of Animal Life». Обращая внимание на подобные случаи, он замечает: «Трудно было бы понять значение подобных фактов, если предположить, что каждый вид животных и растений или каждый большой тип организации были созданы и помещены на поверхности нашей планеты через большие промежутки времени путем отдельных актов творческой силы, и не следует забывать, что подобное предположение так же мало подкрепляется традицией или откровением, как и

противоречит общей аналогии природы. С другой стороны, следует взглянуть на „устойчивые типы“ с точки зрения той гипотезы, которая рассматривает живущие в известное время виды в качестве результата градуальной модификации существовавших ранее видов; хотя гипотеза еще не доказана и значительно скомпрометирована некоторыми ее сторонниками, она пока еще единственная, которая пользуется поддержкой физиологии; существование этих типов только доказало бы, что величина модификации, которой живые существа подвергались в течение геологического времени, очень незначительна по сравнению с целой серией перемен, которые они испытывали».

В декабре 1859 года д-р Хукер (Hooker) опубликовал свое «Introduction to the Australian Flora». В первой части этого большого труда он признает правильность учения о происхождении и модификации видов и подкрепляет это учение многими оригинальными наблюдениями.

Первое издание настоящего труда появилось 24 ноября 1859 года, а второе — 7 января 1860 года.

ВВЕДЕНИЕ

Путешествуя на корабле ее величества «Бигль» в качестве натуралиста, я был поражен некоторыми фактами в области распространения органических существ в Южной Америке и геологических отношений между прежними и современными обитателями этого континента. Факты эти, как будет видно из последующих глав этой книги, кажется, освещают до некоторой степени происхождение видов — эту тайну из тайн, по словам одного из наших величайших философов. По возвращении домой я в 1837 году пришел к мысли, что, может быть, что-либо можно сделать для разрешения этого вопроса путем терпеливого собирания и обдумывания всякого рода фактов, имеющих какое-нибудь к нему отношение. После пяти лет труда я позволил себе некоторые общие размышления по этому предмету и набросал их в виде кратких заметок; этот набросок я расширил в 1844 году в общий очерк тех заключений, которые тогда представлялись мне вероятными; с того времени и до настоящего дня я упорно занимался этим предметом. Я надеюсь, мне простят эти чисто личные подробности, так как я привожу их, чтобы показать, что не был поспешен в своих выводах.

Труд мой теперь (1858 год) почти закончен; но так как мне потребуется еще много лет для его завершения, а здоровье мое далеко не цветущее, меня убедили опубликовать это краткое изложение. Особенно побудило меня сделать это то, что м-р Уоллес, изучающий теперь естественную историю Малайского архипелага, пришел к почти точно тем же выводам, к которым пришел и я по вопросу о происхождении видов. В 1858 году он прислал мне статью по этому вопросу с просьбой переслать ее сэру Чарлзу Лайеллю (Charles Lyell), который препроводил ее в Линнеевское общество; она напечатана в третьем томе журнала этого Общества. Сэр Ч. Лайелль и доктор Хукер, знавшие о моем труде, — последние читали мой очерк 1844 года — оказали мне честь, посоветовав напечатать вместе с превосходной статьей м-ра Уоллеса и краткие выдержки из моей рукописи.

Издаваемое теперь краткое изложение по необходимости несовершенно. Я не могу приводить здесь ссылок или указывать на авторитеты в подкрепление того или другого положения; надеюсь, что читатель положится на мою точность. Без сомнения, в мой труд вкрались ошибки, хотя я постоянно заботился о том, чтобы доверяться только хорошим авторитетам. Я могу изложить здесь только общие заключения, к которым пришел, иллюстрируя их лишь немногими фактами; но, надеюсь, что

в большинстве случаев их будет достаточно. Никто более меня не сознает необходимости представить позднее во всей подробности факты и ссылки, на которых базируются мои выводы, и я надеюсь это исполнить в будущем в моем труде. Я очень хорошо сознаю, что нет почти ни одного положения в этой книге, по отношению к которому нельзя было бы предъявить фактов, приводящих, по-видимому, к заключениям, прямо противоположным моим. Удовлетворительный результат может быть получен только после полного изложения и оценки фактов и аргументов, свидетельствующих за и против по каждому вопросу, а это, конечно, здесь невозможно.

Я очень сожалею, что недостаток места лишает меня удовольствия выразить свою благодарность за великодушное содействие, оказанное мне многими натуралистами, отчасти мне лично даже неизвестными. Но я не могу, однако, упустить возможность выразить, как глубоко я обязан д-ру Хукеру, который за последние 15 лет всячески помогал мне своими обширными знаниями и ясным суждением.

Что касается вопроса о Происхождении Видов, то вполне мыслимо, что натуралист, размышляющий о взаимном родстве между органическими существами, об их эмбриологических отношениях, их географическом распространении, геологической последовательности и других подобных фактах, мог бы прийти к заключению, что виды не были сотворены независимо одни от других, но произошли, подобно разновидностям, от других видов. Тем не менее подобное заключение, хотя бы даже хорошо обоснованное, оставалось бы неудовлетворительным, пока не было бы показано, почему бесчисленные виды, населяющие этот мир, модифицировались таким именно образом, что они приобретали то совершенство строения и коадаптацию (coadaptation), которые справедливо вызывают наше изумление. Натуралисты постоянно ссылаются на внешние условия, каковы климат, пища и т. д., как на единственную возможную причину вариации. В известном, ограниченном смысле, как будет показано далее, это, может быть, и верно; но нелепо приписывать только внешним условиям, структуре, например, дятла с его ногами, хвостом, клювом и языком, так поразительно адаптированными к ловле насекомых под корою деревьев. В случае омелы, которая извлекает свою пищу из определенных деревьев, имеет семена, разносимые некоторыми птицами, и раздельнополые цветки, безусловно нуждающиеся в содействии определенных насекомых для переноса пыльцы с одного цветка на другой; в равной степени нелепо строение этого паразита и его связи с несколькими разнообразными органическими существами считать последствиями воздействия внешних условий, привычек или желанием самого растения.

Поэтому в высшей степени важно получить ясное представление о средствах модификации и коадаптации. В начале моих исследований мне представлялось вероятным, что тщательное изучение одомашненных животных и культурных растений представило бы лучшую возможность разобраться в этой неясной проблеме. И я не ошибся; как в этом, так и во всех других запутанных случаях я неизменно находил, что наши познания о вариации при доместикации, несмотря на их неполноту, всегда служат лучшим

и самым верным ключом. Я могу позволить высказать свое убеждение в исключительной ценности подобных исследований, несмотря на то что натуралисты обычно пренебрегали ими.

На основании этих соображений я посвящаю I главу этого краткого Изложения Вариации при Доместикации. Мы убедимся, таким образом, что наследственная модификация в широких размерах по крайней мере возможна, а также узнаем — что столь же или еще более важно, как велика способность человека в кумуляции путем его Отбора последовательных слабых вариаций. Затем я перейду к изменчивости видов в естественном состоянии; но, к сожалению, я буду вынужден коснуться этого вопроса только в самых кратких чертах, так как надлежащее его изложение потребовало бы длинных перечней фактов. Мы будем, однако, в состоянии обсудить, какие условия наиболее благоприятны для вариации. В следующей главе будет рассмотрена Борьба за Существование между всеми органическими существами во всем мире, которая неизбежно вытекает из геометрической прогрессии роста их численности. Это — доктрина Мальтуса, распространенная на оба царства — животных и растений. Так как особей каждого вида рождается гораздо больше, чем может выжить, и так как, следовательно, часто возникает борьба за существование, то из этого вытекает, что всякое существо, которое в сложных и нередко меняющихся условиях его жизни хотя незначительно варьирует в выгодном для него направлении, будет иметь больше шансов выжить и таким образом подвергнется *естественному отбору*. В силу строгого принципа наследственности отобранная разновидность будет склонна размножаться в своей новой и модифицированной форме.

Этот фундаментальный вопрос Естественного Отбора будет подробно рассмотрен в IV главе; и мы увидим тогда, каким образом Естественный Отбор почти неизбежно вызывает Вымирание многих менее совершенных форм жизни и приводит к тому, что я назвал Дивергенцией Признака. В следующей главе я подвергну обсуждению сложные и малоизвестные законы вариации. В последующих пяти главах будут разобраны наиболее очевидные и самые существенные затруднения, встречаемые теорией, а именно: во-первых, трудности переходов, т. е. как простое существо или простой орган могут быть преобразованы и усовершенствованы в высокоразвитое существо или в сложно построенный орган; во-вторых, вопрос об Инстинкте, или умственных способностях животных; в-третьих, Гибридизация, или стерильность, при скрещивании видов и фертильность при скрещивании разновидностей; в-четвертых, неполнота Геологической Летописи. В XI главе я рассмотрю геологическую последовательность органических существ во времени; в XII и XIII — их географическое распространение в пространстве; в XIV — их классификацию или взаимное родство как во взрослом, так и в эмбриональном состоянии. В последней главе я представлю краткое повторение изложенного во всем труде и несколько заключительных замечаний.

Никто не станет удивляться тому, что в вопросе о происхождении видов и разновидностей многое остается еще необъясненным, если только отдать себе отчет в нашем глубоком неведении в вопросе о взаимных от-

ношениях множества существ, нас окружающих. Кто может объяснить, почему один вид широко распространен и многочислен, а другой, близкий ему вид имеет узкую область распространения и редок. И тем не менее эти отношения крайне важны, так как они определяют современное благосостояние и, как я полагаю, будущий успех и модификацию каждого обитателя земли. Еще менее знаем мы о взаимных отношениях бесчисленных обитателей нашей планеты в течение прошлых геологических эпох ее истории. Хотя многое еще непонятно и надолго останется непонятным, я ни мало не сомневаюсь, после самого тщательного изучения и беспристрастного обсуждения, на какое я только способен, что воззрение, до недавнего времени разделявшееся большинством натуралистов, а ранее разделявшееся и мною, а именно, что каждый вид был создан независимо от остальных, — ошибочно. Я вполне убежден, что виды не неизменны и что все виды, принадлежащие к тому, что мы называем одним и тем же родом, — прямые потомки одного какого-нибудь, по большей части вымершего вида, точно так же как признанные разновидности одного какого-нибудь вида — потомки этого вида. Кроме того, я убежден, что Естественный Отбор был самым важным, но не единственным средством модификации.

Глава I

ВАРИАЦИИ ПРИ ДОМЕСТИКАЦИИ

Причины изменчивости. — Действия привычки и употребления или неупотребления органов. — Коррелятивная вариация. — Наследственность. — Общий характер домашних разновидностей. — Трудности при различении разновидностей и видов. — Происхождение домашних разновидностей от одного или нескольких видов. — Породы домашнего голубя, различия между ними и их происхождение. — Принципы отбора, продолжающиеся с древнейших времен, и их последствия. Методический и бессознательный отбор. — Происхождение наших домашних форм неизвестно. — Обстоятельства, благоприятные для отбора, производимого человеком.

Причины изменчивости

Когда мы сравниваем особей одной и той же разновидности или подразновидности наших издревле разводимых растений и животных, нас прежде всего поражает то обстоятельство, что они вообще больше различаются между собой, чем особи любого вида или разновидности в естественном состоянии. И когда мы подумаем, как велико разнообразие растений и животных, искусственно выведенных и изменявшихся в течение веков, при самых различных условиях климата и ухода, то придем к заключению, что эта большая изменчивость зависит от того, что наши домашние формы возникли при жизненных условиях не столь однообразных и несколько отличных от тех, которым подвергались в естественном состоянии породившие их виды. Некоторая доля вероятности имеется и во взгляде, высказанном Эндрю Найтом (Andrew Knight), что эта изменчивость отчасти связана с избытком пищи. Ясно, по-видимому, что органические существа должны подвергаться действию новых условий в течение нескольких поколений, чтобы вызвать у них большое количество вариаций; ясно также, что организация, раз начавшая изменяться, обычно продолжает изменяться в течение многих поколений. Неизвестно ни одного случая, чтобы изменчивый организм перестал изменяться при культивации. Наши древнейшие культурные растения, как например пшеница, продолжают давать новые разновидности; наши древнейшие одомашненные животные все еще способны к быстрому совершенствованию или модификации.

[1] Насколько я в состоянии судить после продолжительного изучения данного вопроса, жизненные условия действуют, по-видимому, двояким

образом: непосредственно на всю организацию или только на известные ее части и косвенно — на воспроизводительную систему. Что касается непосредственного действия, мы должны иметь в виду, что в каждом подобном случае, как утверждал недавно проф. Вейсман (Weismann) и как, между прочим, я показал в своем труде «Variation under Domestication», имеются два фактора: природа организма и природа условий. Первый, по-видимому, наиболее важный, так как почти сходные вариации возникают иногда при условиях, насколько мы можем судить, несходных, а с другой стороны — несходные вариации возникают при условиях, по-видимому, почти однородных. Последствия для потомства могут быть или определенными, или неопределенными. Они могут быть признаны определенными, когда всё или почти всё потомство особей, подвергавшихся в течение нескольких поколений известным условиям, оказывается однообразно модифицированным. Чрезвычайно трудно прийти к какому-либо заключению относительно размеров изменений, которые были вызваны таким определенным образом. Однако многие незначительные изменения, как рост в зависимости от количества пищи, окраска — от ее качества, толщина кожи и волоса — от климата и т. д., не вызывают сомнений. Каждая из бесконечно разнообразных вариаций оперения домашней птицы должна была иметь вызвавшую ее причину; и если бы одна и та же причина действовала однородно на протяжении длинного ряда поколений на значительное число особей, то все они, вероятно, модифицировались бы однообразно. Такие факты, как сложные и необыкновенные выросты, неизменно появляющиеся от введения капельки яда, выделяемого насекомым-галлообразователем, показывают нам, какие странные модификации могут возникать у растений от химических изменений в природе их соков.

Неопределенная изменчивость является гораздо более обычным результатом измененных условий, чем определенная, и, вероятно, играла более важную роль в образовании наших домашних рас. Мы видим неопределенную изменчивость в тех бесконечных незначительных особенностях, которыми различаются особи одного и того же вида и которые не могут быть объяснены наследованием от одного из родителей или от более отдаленных предков. Иногда резко выраженные различия появляются даже у молоди одного помёта и у семян из одной и той же коробочки. На протяжении длинных промежутков времени среди миллионов особей, выращенных в одной и той же стране почти на одинаковой пище, появляются уклонения в строении, настолько резко выраженные, что они заслуживают названия уродств; но нет возможности резко отграничить уродства от более слабых вариаций. Все подобные изменения в строении, крайне незначительные или резко выраженные, появляющиеся среди многих совместно обитающих особей, могут рассматриваться как неопределенные последствия воздействия условий существования на каждую отдельную особь, подобно тому, как простуда действует неопределенным образом на различных людей соответственно их телосложению, или конституции, вызывая то кашли и насморки, то ревматизм или воспаления различных органов.

Что касается того, что я назвал косвенным действием измененных условий, а именно воздействием их на воспроизводительную систему, мы можем сделать вывод, что изменчивость возникает отчасти по особой чувствительности этой системы ко всякой перемене условий, отчасти же на основании сходства, подмеченного Кельрейтером (Kölreuter) и другими, между изменчивостью, которой сопровождается скрещивание различных видов, и той, которая наблюдается, когда выращивают растения или животных в новых или неестественных условиях.[1] Многочисленные факты ясно указывают, как особенно чувствительна воспроизводительная система даже к самым слабым переменам в окружающих условиях. Ничто не может быть легче приручения животного, и, наоборот, едва ли что-нибудь труднее, чем заставить его размножаться свободно в неволе, даже когда самцы и самки соединяются друг с другом. Как много животных не размножается, хотя их содержат почти на полной свободе в их родной стране! Это ошибочно приписывают нарушенным инстинктам. Многие разводимые растения роскошно развиваются, но редко или никогда не дают семян! В нескольких случаях было замечено, что даже от такой незначительной перемены, как несколько большее или меньшее количество воды в известный период роста, зависит, принесет ли растение семена или не принесет. Я не могу приводить здесь подробностей, собранных мною по этому любопытному вопросу и напечатанных в другом месте; чтобы показать, как своеобразны законы, определяющие размножение животных в неволе, я только упомяну, что хищные млекопитающие, даже тропические, у нас сравнительно легко плодятся в неволе, за исключением семейства стопоходящих, или медведей, которые редко приносят детенышей, между тем как хищные птицы, за весьма редкими исключениями, едва ли когда несут способные к развитию яйца. У многих экзотических растений пыльца совершенно непригодна, точно так же, как у самых стерильных гибридов. Встречая, с одной стороны, одомашненных животных и растений, часто слабых и хилых, но свободно размножающихся в неволе, а с другой стороны — особей, взятых в юном возрасте из естественной их обстановки, вполне прирученных, долговечных и здоровых (чему я мог бы привести много примеров), но с воспроизводительной системой, пораженной стерильностью вследствие неуловимой для нас причины, мы не должны удивляться, что эта система все-таки действует в неволе неправильно и производит потомство, отчасти несходное с родителями. Я могу прибавить, что в то время, как иные организмы свободно размножаются при самых неестественных условиях (например, кролики и хорьки, содержимые в конурах), доказывая тем, что их воспроизводительные органы нелегко поражаются, некоторые животные и растения не поддаются доместикации или культивации и очень мало изменяются, почти так же мало, как и в естественном состоянии.

[2] Некоторые натуралисты утверждали, что все вариации связаны с актом полового размножения, но это несомненно ошибка, потому что в другом своем труде я привел длинный список «спортов у растений», как их называют садоводы, т. е. случаев, когда растения внезапно производили единственную почку с новым признаком, иногда весьма отли-

чающимся от признаков всех остальных почек на том же растении. Эти почковые вариации, как их можно назвать, размножают прививкой, отводками и т. д. и иногда семенами. В естественных условиях они встречаются редко, но далеко не редки при разведении. Из многих тысяч почек, производимых из года в год одним и тем же деревом в однородных условиях, новый признак как бы внезапно приобретает единственная почка; к тому же почки, появляющиеся на разных деревьях, растущих в различных условиях, производят почти ту же разновидность, как например почки, дающие нектарины на персиковых деревьях, и почки, дающие махровые розы на обыкновенных розах. Отсюда мы ясно видим, что в определении каждой особой формы вариации природа условия имеет подчиненное значение по сравнению с природой самого организма; быть может, оно не больше, чем значение природы искры, которая воспламеняет массу горючего материала, в определении природы пламени.[2]

Действия, привычки и употребления или неупотребления органов. Коррелятивные вариации.[3] Наследственность

Измененные привычки вызывают последствия, передающиеся по наследству, как например изменение периода цветения растений, перенесенных из одного климата в другой. У животных усиленное употребление или неупотребление органов оказало более заметное влияние; так, я заметил, что у домашней утки кости крыла весят менее, а кости ног более по отношению ко всему скелету, чем те же кости у дикой утки, и это отличие можно с уверенностью приписать тому, что домашняя утка гораздо меньше летает и больше ходит, чем ее дикие предки. Значительное наследуемое развитие вымени у коров и коз в тех странах, где этих животных обычно доят, по сравнению с тем же органом у животных в других странах, представляет, вероятно, другой пример последствий употребления. Среди наших домашних животных нельзя назвать ни одного, которое в какой-нибудь стране не имело бы повислых ушей, и кажется вероятным высказывавшееся мнение о том, что этот факт обусловлен отсутствием упражнения ушных мускулов, так как животные эти редко подвергаются сильному испугу.

Вариации регулируются многочисленными законами; некоторые из них уже смутно выясняются и будут вкратце обсуждены в дальнейшем. Я остановлюсь здесь только на том, что можно назвать коррелятивной вариацией. Существенные изменения у зародыша или личинки повлекут, вероятно, за собой перемены в строении у взрослого животного. В уродствах соотношения между совершенно различными частями тела очень любопытны; много таких примеров приведено в обширном труде Исидора Жоффруа Сент-Илера, посвященном этому вопросу. Животноводы полагают, что длинные конечности почти всегда сопровождаются удлиненной головой. Некоторые примеры корреляции удивительно странны: так, совершенно белые кошки с голубыми глазами обычно глухи; но, как засвидетельствовал недавно м-р Тейт (Tait), эта особенность свойственна

только котам. Окраска и конституциональные особенности взаимно связаны, чему можно привести много замечательных примеров среди животных и растений. Из фактов, собранных Хейзингером (Heusinger), по-видимому, вытекает, что некоторые растения оказывают вредное действие на белых овец и свиней, между тем как темноокрашенные особи не испытывают вреда; проф. Уайман (Wyman) сообщил мне недавно превосходный пример этого явления: он запросил некоторых фермеров в Виргинии, почему все свиньи у них черные, и они сообщили ему, что свиньи едят красильные корни (Lachnanthes), отчего их кости окрашиваются в розовый цвет и у всех, кроме черных разновидностей, отпадают копыта; а один из «крекеров» (т. е. виргинских скваттеров) добавил: «В каждом помёте мы отбираем для выращивания черных поросят, так как только они обладают несомненной возможностью выжить». У бесшерстных собак недоразвиты зубы; животные с длинной и грубой шерстью, как утверждают, могут иметь длинные или добавочные рога; голуби с оперенными ногами обладают перепонкой между наружными пальцами; голуби с короткими клювами имеют маленькие, а голуби с длинными клювами — большие ноги. Таким образом, человек, отбирая и тем самым усиливая какую-нибудь особенность, почти наверное неумышленно модифицирует и другие части организма на основании таинственных законов корреляции.

Результаты различных, неизвестных или смутно понимаемых законов вариации бесконечно сложны и разнообразны. Стоит только тщательно изучить некоторые трактаты о наших давно разводимых растениях, как например о гиацинте, картофеле, даже георгине и пр., и действительно с изумлением отметишь бесконечное разнообразие в строении и в свойствах, которыми разновидности и подразновидности незначительно отличаются одна от другой. Вся организация как будто становится пластичной и в слабой степени уклоняется от родительского типа. Любая ненаследственная вариация для нас несущественна. Но число и разнообразие наследственных уклонений в строении, как незначительных, так и очень важных в физиологическом отношении, бесконечно. Трактат д-ра Проспера Лукаса (Prosper Lucas) в двух больших томах — лучшее и самое полное сочинение по этому вопросу. Ни один животновод не сомневается в том, как сильна наклонность к наследованию, что «подобное производит подобное» составляет его основное убеждение; сомнения в этом отношении высказывались только теоретиками. Если какое-нибудь уклонение в строении появляется часто, и мы встречаем его у родителей и у детей, то мы не можем сказать, не вызвано ли оно одной и той же причиной, действовавшей на обоих; но если среди особей, по-видимому, находящихся в одинаковых условиях, какое-либо очень редкое уклонение, вызванное каким-нибудь исключительным стечением обстоятельств, появляется у родителя — скажем, у одной из нескольких миллионов особей — и повторяется у детей, то уже одна теория вероятности почти вынуждает нас это повторение приписать наследственности. Всякий, конечно, слыхал о случаях альбинизма, колючей кожи, волосатости и т. д., появляющихся у нескольких представителей одной и той же семьи. Если странные и редкие

уклонения в строении действительно наследуются, то вполне допустимо то, что и менее странные, и более обыкновенные уклонения наследственны. Быть может, самая верная точка зрения на этот вопрос в целом заключалась бы в том, чтобы считать наследование каждого признака правилом, а ненаследование его — исключением.

Законы, управляющие наследственностью, по большей части неизвестны. Никто не может сказать, почему одна и та же особенность у различных особей одного и того же вида или у различных видов иногда наследуется, а иногда не наследуется; почему у ребенка часто наблюдается возврат к некоторым признакам деда, бабки или еще более отдаленных предков; почему какая-нибудь особенность часто передается от одного пола обоим или только одному и чаще всего, хотя и не исключительно, тому же полу. Для нас довольно важен тот факт, что особенности, появляющиеся у самцов наших домашних пород, часто передаются исключительно или преимущественно только самцам. Еще более важно правило, на которое, мне кажется, можно положиться, что в какой бы период жизни ни появилась впервые какая-либо особенность, она склонна вновь появиться в потомстве в соответственном возрасте, хотя иногда и несколько ранее. Во многих случаях не могло и быть иначе; так, наследственные особенности рогов у скота могут появиться в потомстве только у почти взрослых животных; особенности шелковичного червя, как известно, появляются на соответствующих стадиях гусеницы или кокона. Но наследственные болезни и некоторые другие факты заставляют меня допустить, что правило это имеет более широкое применение; и что когда для появления известного признака в некотором определенном возрасте нет никакого очевидного основания, он тем не менее обнаруживает тенденцию появиться у потомства в тот же самый период, в который он впервые появился у предка. Я полагаю, что правило это в высшей степени важно для объяснения законов эмбриологии. Эти замечания, конечно, касаются только первого *появления* особенности, а не первоначальной причины, которая могла подействовать на яйцеклетки или на мужской элемент; почти так же, как увеличенная длина рогов у потомства короткорогой коровы и длиннорогого быка, хотя и появляется в позднем возрасте, очевидно, зависит от мужского элемента.

Упомянув вопрос о реверсии, я могу коснуться утверждения, часто высказываемого натуралистами, именно, что наши домашние разновидности при одичании постепенно, но неуклонно возвращаются к признакам своих исходных форм. На основании этого утверждали, что заключение о домашних расах нельзя распространять на виды в естественном состоянии. Я тщетно старался выяснить, на каких убедительных фактах основывается это так часто и так смело высказываемое положение. Было бы очень трудно доказать его истинность: можно с уверенностью утверждать, что очень многие из наиболее резко обозначившихся домашних разновидностей и не могли бы даже существовать в диком состоянии. Во многих случаях мы и не знаем этих аборигенных форм и потому не можем судить, произошла ли такая почти полная реверсия или нет. Для предотвращения последствий скрещивания необходимо было бы только одной разновид-

ности предоставить свободу на ее новой родине. Тем не менее, так как действительно наши разновидности иногда в некоторых своих признаках обнаруживают возврат к родоначальным формам, мне кажется вполне вероятным, что если бы нам удалось натурализовать или развести в течение многих поколений различные расы, например капусты, на очень бедной почве (причем, однако, часть результата пришлось бы приписать *определенному* действию бедной почвы), то они в значительной мере, а может быть, и вполне вернулись бы к своим диким аборигенным формам. Удался бы такой эксперимент или нет, для нашей аргументации не столь существенно, так как самый эксперимент сводился бы к перемене в жизненных условиях. Я согласился бы с тем, что заключения о домашних разновидностях нельзя переносить на виды только в том случае, если бы можно было показать, что наши домашние разновидности обнаруживают сильную наклонность к реверсии, т. е. к утрате своих приобретенных признаков, оставаясь в тех же условиях и сохраняясь в значительном количестве, и притом так, чтобы путем слияния признаков свободное скрещивание препятствовало бы слабым уклонениям в их строении. Но нет и тени доказательства в пользу подобного взгляда: утверждать, что мы не могли бы разводить наших упряжных и скаковых лошадей, длиннорогого и короткорогого скота, различных пород домашней птицы и съедобных овощей на протяжении неограниченного числа поколений, значило бы противоречить всему нашему опыту.

Общий характер домашних разновидностей. Трудности при различении разновидностей и видов. Происхождение домашних разновидностей от одного или нескольких видов [4]

Когда мы рассматриваем наследственные разновидности или расы наших домашних животных и культурных растений и сравниваем их с ближайшими к ним видами, мы обыкновенно замечаем у каждой домашней расы, как уже указано выше, меньшее единообразие ее характера, чем у истинных видов. Домашние расы часто носят до некоторой степени характер уродств; под этим я разумею, что, хотя они во многих отношениях незначительно отличаются друг от друга и от других видов того же рода, они часто очень резко различаются в одной какой-нибудь части как при сравнении друг с другом, так, в особенности, при сравнении с наиболее близкими к ним видами в естественных условиях. За этими исключениями (а равно и за исключением полной плодовитости разновидностей при скрещивании, о чем будет речь далее) домашние расы одного и того же вида отличаются друг от друга так же, как и наиболее близкие виды одного и того же рода в естественном состоянии, но различия эти в большинстве случаев не так резки. Это несомненно правильно, так как домашние расы многих животных и растений признаются компетентными судьями в качестве потомков вполне различных видов, а другими, столь же компетентными судьями — простыми разновидностями.

Если бы существовало какое-либо резко выраженное различие между домашней расой и видом, подобное разногласие не встречалось бы так часто. Неоднократно заявляли, будто домашние расы никогда не различаются между собой в признаках, имеющих значение родовых. Можно показать, что это мнение неверно; но натуралисты несогласны друг с другом относительно того, какие признаки следует считать родовыми; все подобные оценки носят в настоящее время эмпирический характер. Когда мы выясним, как роды образуются в естественном состоянии, станет ясно, что мы не вправе ожидать, чтобы между домашними расами обнаруживались бы различия, равные родовым.

Когда мы пытаемся определить степень структурных различий между близкими домашними расами, нас тотчас же охватывает сомнение, так как мы не знаем, происходят ли они от одного или от нескольких родоначальных видов. Этот вопрос, если бы его можно было выяснить, представил бы интерес; если бы, например, можно было показать, что борзая, ищейка, терьер, спаниель и бульдог, которые, как известно, строго сохраняют свои признаки, происходят от одного вида, то подобные факты заставили бы нас серьезно усомниться в неизменяемости многих близких друг другу естественных видов, населяющих разные части света, например многочисленных лисиц. Я не думаю (как это вскоре будет видно), чтобы вся совокупность различий между разными породами собак возникла при доместикации; я полагаю, что небольшая доля различий связана с их происхождением от различных видов. Что касается резко выраженных рас, принадлежащих к некоторым другим одомашненным видам, то имеется предположение и даже серьезное доказательство в пользу того, что все они произошли от одной дикой родоначальной формы.

Нередко высказывалось мнение, что человек выбирал для доместикации животных и растения, обладающие очень сильной врожденной склонностью к варьированию, а равно и приспособленностью к различным климатам. Не стану оспаривать, что эти качества в значительной мере увеличивали ценность большей части наших одомашненных форм; но как дикарь, в первый раз приручавший животного, мог знать, будет ли оно изменяться в последующих поколениях и будет ли выносить иные климаты? Разве малая изменчивость осла и гуся или малая степень выносливости северного оленя к теплу или верблюда к холоду препятствовали их доместикации? Я не сомневаюсь в том, что и другие животные и растения, если бы они были взяты из естественного состояния в числе, равном числу наших одомашненных форм, принадлежали бы к столь же различным классам и странам и размножались бы в течение того же количества поколений в одомашненных условиях, в среднем изменялись бы в таких же размерах, как изменялись родоначальные виды наших важнейших одомашненных форм.

Что касается большинства самых древних из наших одомашненных животных и растений, то невозможно прийти к какому-либо определенному заключению — произошли ли они от одного или от нескольких диких видов. Те, кто предполагают, что домашние животные происходят от многих видов, основываются на том, что уже в самые древние времена,

на египетских памятниках и в свайных постройках Швейцарии, мы встречаем очень разнообразные породы, причем некоторые из них очень походят на современные или даже тождественны с ними. Но это лишь сильно отдаляет начало цивилизации и показывает, что животные были одомашнены гораздо ранее, чем до сих пор предполагалось. Обитатели швейцарских свайных построек возделывали несколько сортов пшеницы и ячменя, горох, мак на масло и лён и имели уже некоторых одомашненных животных. Они вели торговлю с другими народами. Все это ясно доказывает, по замечанию Хеера (Heer), что уже в этом раннем периоде они сделали значительные успехи в цивилизации, а это в свою очередь указывает на долгий предшествовавший период менее развитой цивилизации, в течение которого одомашненные животные, которые содержались в разных районах разными племенами, могли изменяться и дать начало различным расам. Со времени открытия кремниевых орудий в поверхностных отложениях многих частей света все геологи убеждены, что человек в состоянии варварства существовал в чрезвычайно отдаленные времена; мы знаем также, что в настоящее время нет племени, находящегося в столь варварском состоянии, чтобы не одомашнило по крайней мере собаку.

Происхождение большей части наших домашних животных, вероятно, навсегда останется неясным.[5] Но я могу здесь заявить, что, рассмотрев домашних собак всего земного шара и тщательно собрав все, что о них известно, я пришел к заключению, что приручено было несколько диких видов Canidae и что их кровь, в некоторых случаях смешанная, течет в венах наших домашних пород. Относительно овец и коз я еще не составил определенного мнения. На основании сообщенных мне м-ром Блитом (Blyth) фактов, касающихся привычек, голоса, сложения и строения горбатого индийского скота, почти достоверно, что он произошел от иной аборигенной формы, чем скот европейский, а некоторые компетентные судьи того мнения, что и эти последние имеют двух или трех диких родоначальников, безразлично, называть ли их видовыми или нет. Это заключение, как и мнение о видовом различии между горбатым и обыкновенным скотом, можно действительно считать доказанным после замечательных исследований проф. Рютимейера (Rütimeyer). По отношению к лошадям, на основании соображений, которые я не могу привести здесь, я с некоторыми колебаниями склоняюсь к заключению, что, вопреки мнению некоторых авторов, все их породы принадлежат к одному и тому же виду. У меня были почти все английские породы кур, я разводил их, производил между ними скрещивания и исследовал их скелеты, и мне представляется почти безусловным, что все они — потомки дикой индийской курицы Gallus bankiva; к тому же заключению пришли и м-р Блит, и другие, изучавшие эту птицу в Индии. Что касается уток и кроликов, породы которых иногда резко между собою различаются, то не подлежит сомнению, что все они произошли от обыкновенной дикой утки и кролика.

Учение о происхождении различных наших домашних рас от нескольких аборигенных форм некоторыми авторами было доведено до абсурда. Они полагают, что всякая раса, остающаяся при разведении чистой, имеет своего дикого прототипа, как бы ничтожны не были ее отличитель-

ные признаки. Рассуждая так, мы должны допустить, что существовало по крайней мере до 20 видов рогатого скота, столько же видов овец, несколько видов коз в одной только Европе и даже несколько видов в пределах Великобритании. Один автор предполагает, что некогда существовало 11 диких видов овец, свойственных одной только Великобритании! Если припомнить, что Британия не имеет в настоящее время ни одного исключительно ей свойственного млекопитающего, а Франция — очень небольшое число, не встречающихся в Германии, что то же верно и относительно Венгрии, Испании и т. д., но что каждая из этих стран имеет несколько исключительно ей свойственных пород скота, овец и пр., мы должны допустить, что в Европе выведено много домашних пород; иначе откуда бы они появились? То же верно и относительно Индии. Даже по отношению к породам домашних собак, рассеянных по всему свету и происходящих, как я допускаю, от нескольких диких видов, не может быть сомнения в том, что многое в них должно быть приписано унаследованным изменениям, ибо кто может думать, чтобы животные, близко схожие с итальянской борзой, ищейкой, бульдогом, моськой, бленгеймским спаниелем и т. д., столь непохожие на всех диких Canidae, существовали когда-либо в естественном состоянии? Нередко неосновательно утверждали, что все наши породы собак произошли путем скрещивания нескольких аборигенных видов; но скрещиванием можно получать только формы, в той или иной степени промежуточные между их родителями; и если мы признаем, что наши домашние расы произошли с помощью этого процесса, то должны допустить предварительное существование в диком состоянии самых крайних форм, каковы итальянская борзая, ищейка, бульдог и т. д. Кроме того, возможность образования различных рас путем скрещивания (была) сильно преувеличена. Существует много примеров, доказывающих, что раса может быть модифицирована применением время от времени скрещивания, но лишь с помощью тщательного отбора особей, обладающих желательным признаком; но произвести расу, промежуточную между другими двумя резко различающимися расами, было бы крайне затруднительно. Сэр Дж. Сибрайт (J. Sebright) с этой целью специально экспериментировал и потерпел неудачу. Потомство от первого скрещивания двух чистых пород (как я убедился на голубях) достаточно, а порою и вполне однородно в своих признаках, и все кажется крайне простым; но как только скрещивают эти помеси между собой в течение нескольких поколений, едва ли два из них похожи между собой, и тогда только обнаруживается вся трудность этой задачи.

Породы домашнего голубя, различия между ними и их происхождение[6]

Полагая, что всегда лучше изучать какую-нибудь специальную группу, я после некоторого размышления избрал домашних голубей. Я разводил все породы, какие только мог купить или достать, и получал шкурки, которые мне любезно присылали с различных концов света, в особенности из Индии преподобный У. Эллиот (W. Elliot) и из Персии преподобный

Ч. Марри (Ch. Murray). О голубях напечатано много работ на различных языках и некоторые из них крайне важны, потому что относятся к глубокой старине. Я общался с некоторыми выдающимися знатоками, а два лондонских клуба любителей голубей приняли меня в свои члены. Разнообразие пород поистине изумительно. Сравните английского почтового голубя с короткоклювым турманом и обратите внимание на удивительное различие их клювов, которое влечет за собой соответствующие различия в форме черепов. Почтовый голубь, в особенности самец, тоже отличается необычным развитием мясистых наростов на голове; и это сопровождается сильно удлиненными веками, очень большими наружными отверстиями ноздрей и широким разрезом рта. Короткоклювый турман имеет клюв, напоминающий своим очертанием клюв вьюрка, а обыкновенный турман (Tumbler) отличается своеобразной унаследованной привычкой летать очень высоко, плотной стаей и падать с высоты, кувыркаясь через голову. Испанский, или римский, голубь (Runt) — очень крупная птица с длинным массивным клювом и большими ногами; некоторые из подпород этой птицы имеют очень длинную шею, другие — очень длинные крылья и хвосты, а третьи — своеобразно короткие хвосты. Берберийский голубь (Barb) близок к почтовому, но вместо длинного клюва у него очень короткий и широкий клюв. У дутыша (Pouter) очень удлиненное тело, крылья и ноги; его сильно развитый зоб, который он с гордостью надувает, вызывает изумление и даже смех. Голубь-чайка (Turbit) имеет короткий конический клюв и ряд взъерошенных перьев, тянущихся вдоль груди; у него привычка постоянно слегка раздувать верхнюю часть пищевода. У якобинского голубя (Jacobin) перья сзади вдоль шеи настолько взъерошены, что образуют род капюшона; сверх того, у него, соответственно с его размерами, удлиненные перья крыльев и хвоста. Трубач (Trumpeter) и пересмешник (Laugher), как указывают самые названия, воркуют совершенно иначе, чем другие породы. Павлиний голубь (Fantail) имеет в хвосте 30 или даже 40 перьев вместо 12 или 14 — числа, нормального для всех представителей обширного семейства голубиных; перья эти всегда распущены и стоят так прямо, что у хороших представителей голова и хвост соприкасаются; копчиковая железа совершенно атрофирована. Можно было бы перечислить и еще несколько менее резко выраженных пород.

Длина, ширина и кривизна лицевых костей в скелетах различных пород резко различаются. Форма, длина и ширина ветви нижней челюсти различаются в значительной степени. Число хвостовых и крестцовых позвонков колеблется, равно как и ребер, которые различаются еще их относительной шириной и присутствием отростков. Величина и форма отверстий грудной кости крайне изменчивы, равно как и степень расхождения и относительная величина обеих ветвей ключицы. Относительная величина разреза рта, относительная длина век, отверстия ноздрей, языка (не всегда скоррелированно с длиной клюва), величина зоба и верхней части пищевода; развитие и атрофирование копчиковой железы; число маховых и рулевых перьев; соотношение длины крыла и хвоста как один к другому и ко всему телу; относительная длина ноги и ступни;

число щитков на пальцах и развитие кожи между пальцами — все это элементы строения, подверженные изменчивости. Время появления настоящего оперения, а также и состояние пуха, которым покрыты птенцы, вылупляющиеся из яйца, также изменчивы; форма и размеры яиц варьируют. Характер полёта, а у некоторых пород голос и нрав заметно различаются. Наконец, у некоторых пород самцы и самки несколько отличаются друг от друга.

В итоге можно было бы набрать около 20 различных голубей, которых любой орнитолог, если бы ему сказали, что это дикие птицы, признал бы хорошо выраженными видами. Более того, я не думаю, чтобы английского почтового, короткоклювого турмана, испанского, берберийского, дутыша и трубастого голубя какой-либо орнитолог отнес бы к одному и тому же роду, тем более что в каждой из этих пород он усмотрел бы несколько подпород с вполне наследственными признаками, или видов, как он назвал бы их.

Как ни велики различия между породами голубя, я вполне убежден в правильности общепринятого среди натуралистов мнения, что все они происходят от скалистого голубя (Columba livia), объединяя под этим термином несколько географических рас или подвидов, незначительно отличающихся друг от друга. Так как некоторые основания, приводящие меня к этому заключению, применимы до известной степени и в других случаях, то я вкратце приведу их здесь. Если различные породы не являются разновидностями и не произошли от скалистого голубя, то они должны происходить по крайней мере от семи или восьми аборигенных форм, так как невозможно получить современные домашние породы скрещиванием меньшего числа форм; как, например, получить дутыша скрещиванием двух пород, если ни одна из родительских форм не обладала характерным огромным зобом? Все предполагаемые аборигенные формы должны были быть скалистыми голубями, т. е. птицами, не гнездящимися и даже неохотно садящимися на деревья. Но кроме C. livia с его географическими подвидами известно всего два или три вида скалистых голубей, и они не имеют ни одного признака домашних пород. Отсюда: либо эти предполагаемые аборигенные формы не существуют в странах, где они были первоначально одомашнены, но остались неизвестными орнитологам, что крайне невероятно, принимая во внимание величину, образ жизни и замечательные признаки этих птиц, либо все они вымерли в диком состоянии. Но птиц, гнездящихся над пропастями и хорошо летающих, не так-то легко истребить, и обыкновенный скалистый голубь, ведущий одинаковый с нашими домашними породами образ жизни, еще не истреблен даже на некоторых самых маленьких островках Великобритании или на берегах Средиземного моря. Таким образом, было бы крайне опрометчиво предполагать, будто такое значительное число видов с образом жизни, подобным скалистым голубям, истреблено. Сверх того, различные перечисленные выше домашние породы были развезены по всему свету, и, следовательно, некоторые из них должны были попасть обратно на свою родину; но ни одна из них не одичала, хотя обыкновенный (сизый) голубь (dovecot-pigeon), представляющий собой только слабо

измененного скалистого голубя, действительно одичал в нескольких местах. Наконец, весь наш современный опыт показывает, что крайне трудно заставить диких животных свободно размножаться при доместикации, а, придерживаясь гипотезы о происхождении наших голубей от многих видов, пришлось бы допустить, что по крайней мере семь или восемь видов были в глубокой древности и полуцивилизованными людьми приручены в такой степени, что сделались вполне плодовитыми в неволе.

Следующий очень веский аргумент применим и в нескольких других случаях: хотя все перечисленные породы сходны с диким скалистым голубем по конституции, образу жизни, голосу, окраске и в большинстве частей их строения, они в других частях в высокой степени необычны; напрасно стали бы мы, например, искать во всем обширном семействе Columbidae клюва, как у английского почтового, у короткоклювого турмана или у берберийского; взъерошенных перьев, как у якобинского; зоба, как у дутыша; хвостовых перьев, как у трубастого. Таким образом, пришлось бы допустить, что полуцивилизованный человек не только успел вполне одомашнить несколько видов, но еще умышленно или случайно выбрал исключительно ненормальные виды , и, наконец, что именно все эти самые виды вымерли или остались неизвестными. Такое странное стечение обстоятельств в высшей степени невероятно.

Некоторые факты, касающиеся окраски голубей, также заслуживают внимания. Скалистый голубь серо-синего цвета с белым надхвостьем, но у индийского подвида C. intermedia из Стрикланда эта часть — голубого цвета. На хвосте имеется краевая темная полоса, а наружные перья его оторочены снаружи при основании белым. На крыльях две черные полосы. У некоторых полудомашних и у некоторых несомненно диких форм кроме двух черных полос крылья еще испещрены черными пятнами. Все эти признаки не встречаются в совокупности ни у одного из остальных видов этого семейства. А между тем у любой из наших домашних пород, если взять чистопородных птиц, все указанные отметки, не исключая белой оторочки наружных хвостовых перьев, выражены иногда с максимальной полнотой. Мало того, при скрещивании особей, принадлежащих к двум или большему числу различных пород, ни одна из которых не имеет ни сизого цвета, ни вышеуказанных отметин, поместное потомство очень часто внезапно обнаруживает эти признаки. Приведу только один из нескольких наблюдавшихся мною случаев. Я произвел скрещивание белых павлиньих голубей, передающих свои признаки с замечательным постоянством, с черными берберийскими (Barb), сизые разновидности которого так редки, что мне неизвестно ни одного примера такой окраски в Англии; помеси получились черные, бурые и пятнистые. Я произвел также скрещивание берберийского с пегим (Spot); эта последняя — белая птица с рыжим хвостом и рыжим пятном на лбу, которая также передает свои признаки с замечательным постоянством; помеси были темно-серые и пятнистые. Я произвел тогда скрещивание между помесями трубасто-берберийскими и помесями берберийско-пятнистыми, и получилась птица превосходной сизой окраски с белым надхвостьем, двойной черной полосой на крыльях и полосатыми с белой оторочкой хвостовыми перьями,

совсем как у дикого скалистого голубя! Мы можем понять эти факты, исходя из хорошо известного принципа реверсии к анцестральным признакам, если все домашние породы произошли от скалистого голубя. Если же мы откажемся от этого объяснения, то должны прибегнуть к одному из следующих двух, крайне невероятных предположений. Либо, во-первых, что все различные предполагаемые аборигенные формы имели такие же окраску и отметины, как скалистый голубь, хотя ни один из существующих ныне видов их не имеет, и тогда у каждой отдельной породы была бы тенденция возвращаться к тем же самым окраскам и отметинам. Либо, во-вторых, что каждая порода, даже самая чистая, скрещивалась в пределах 12 или в крайнем случае 20 поколений со скалистым голубем: я говорю в пределах 12 или 20 поколений, потому что неизвестно ни одного примера, когда бы потомство скрещенных пород возвращалось к признакам предка чуждой крови через большее число поколений. В породе, только однажды подвергнутой скрещиванию, тенденция возвратиться к признаку, приобретенному путем этого скрещивания, будет все более и более ослабевать, так как с каждым новым поколением примесь чужой крови будет уменьшаться; но если скрещивания не было, а в породе существует тенденция возвратиться к признаку, утраченному в каком-нибудь предшествовавшем поколении, то мы не видим причины, почему бы эта тенденция не передавалась без ослабления на протяжении неограниченного числа поколений. Эти два совершенно различных случая реверсии очень часто смешивают те, кто пишет о наследственности.

Наконец, гибриды, или помеси, между всевозможными породами голубей вполне фертильны, как я могу свидетельствовать на основании моих собственных опытов, нарочно предпринятых с этой целью над наиболее резко различающимися между собою породами. Но едва ли найдется хоть один точно установленный случай полной фертильности от гибридов двух отчетливо различающихся видов животных. Некоторые авторы полагают, что под влиянием длительной доместикации у видов элиминируется тенденция к стерильности. История собаки и некоторых других домашних животных, по-видимому, подтверждает это заключение в применении к близкородственным видам. Но было бы слишком опрометчиво обобщать этот вывод настолько, чтобы предположить, что виды, первоначально столь между собою различные, как почтовые голуби, турманы, дутыши и трубастые, могли бы дать потомство вполне фертильное (inter se).

Обобщим все эти соображения, а именно: невероятность того, что человек мог некогда заставить свободно размножаться в условиях доместикации семь или восемь предполагаемых видов голубей; эти предполагаемые виды остались совершенно неизвестными в диком состоянии и нигде к этому состоянию не вернулись; эти виды, обладая крайне ненормальными по сравнению со всеми остальными Columbidae признаками, столь сходны во многих отношениях со скалистым голубем; сизая окраска и различные черные отметины иногда вновь проявляются у всех пород, как чистокровных, так и при скрещивании; и наконец, потомство помесей вполне фертильно. На основании совокупности всех этих соображений

мы с уверенностью можем заключить, что все наши домашние породы произошли от скалистого голубя, или Columba livia, с его географическими подвидами.

В пользу этого взгляда я могу добавить: во-первых, дикий C. livia обнаружил способность к доместикации как в Европе, так и в Индии и сходен как в образе жизни, так и во многих чертах строения со всеми домашними породами. Во-вторых, хотя английский почтовый или же коротконклювый турман по некоторым признакам резко отличаются от скалистого голубя, тем не менее, сравнивая различные подпороды этих двух рас, особенно полученных из различных стран, мы можем подобрать почти непрерывный ряд, связывающий их со скалистым голубем; то же оказывается возможным и по отношению к другим породам, хотя не ко всем. В-третьих, признаки, наиболее характерные для каждой данной породы, чрезвычайно вариабельны; таковы, например, гребень и длина клюва у почтового, короткость клюва у турмана и число хвостовых перьев у трубастого; объяснение этого факта станет очевидным, когда мы будем говорить об отборе. В-четвертых, голуби были предметом тщательных забот и любви у многих народов. В различных частях земного шара они были одомашнены за тысячи лет до нашего времени; самое древнее известное нам упоминание о голубях относится к пятой египетской династии, т. е. приблизительно к 3000 году до рождения Христа, как разъяснил мне проф. Лепсиус (Lepsius), но м-р Берч (Birch) сообщил мне, что они упоминаются в одном кухонном счете, относящемся к предшествовавшей династии. У римлян, как мы узнаём у Плиния (Pliny), за голубей платили громадные суммы: «Доходило до того, что устанавливали их родословные и породы». В Индии, около 1600-го года, Акбер Хан (Akber Khan) очень ценил голубей, и не менее 20 000 этих птиц всюду сопровождали его двор. «Монархи Ирана и Турана присылали ему редких птиц», и «его величество», — продолжает придворный историк, — «производя скрещивания между породами, чего до него никогда не делалось, изумительно усовершенствовал их». Около того же времени и голландцы были почти такими же охотниками до голубей, как древние римляне. Чрезвычайная важность этих соображений для объяснения глубоких изменений, которым подверглись голуби, также станет нам ясной, когда будет речь об отборе. Мы увидим тогда, почему различные породы так часто имеют характер уродства. Весьма благоприятным обстоятельством для образования различных пород является тот факт, что самцы и самки голубей легко образуют пары на всю жизнь; благодаря этому различные породы можно содержать вместе в одном и том же птичнике.

Я рассмотрел здесь вопрос о вероятном происхождении домашних голубей, хотя и с явно недостаточной полнотой, потому что, когда я впервые завел у себя голубей и начал наблюдения над несколькими породами их, хорошо зная, как точно они воспроизводятся, мне трудно было допустить, что все они произошли от одного общего родоначальника, и всякому натуралисту трудно прийти к подобному выводу по отношению к многочисленным видам вьюрков или других групп птиц в природе. Меня постоянно поражало одно обстоятельство, что почти все животноводы и

растениеводы, с которыми мне случалось говорить или чьи сочинения мне приходилось читать, твердо убеждены, что различные породы, с которыми они имели дело, произошли от такого же количества различных аборигенных видов. Спросите, как я это делал не раз, у какого-нибудь известного селекционера герефордского скота, не могла ли его порода произойти от длиннорогого скота или обе породы от общей родоначальной формы, и он подымет вас на смех. Я не встретил еще ни одного любителя голубей, кур, уток или кроликов, который не был бы глубоко убежден, что каждая основная порода произошла от особого вида. Ван Монс (Van Mons) в своем сочинении о грушах и яблонях высказывает решительное сомнение в том, чтобы различные сорта их, например Ribston-pippin или Codlin-apple, могли когда-либо произойти от семян одного и того же дерева. Я мог бы привести бесчисленные другие примеры. Объяснение, я полагаю, крайне просто: вследствие продолжительного изучения специалисты слишком увлекаются различиями между разными расами; и хотя они очень хорошо знают, что каждая раса слегка изменяется, так как сами же получают призы благодаря отбору таких слабых различий, отказываются от всяких обобщений, в частности от суммирования в уме слабых различий, накапливавшихся на протяжении многих последовательных поколений. Натуралисты, знающие о законах наследственности гораздо менее, чем животноводы, и так же мало, как они, о связующих звеньях в длинной родословной, тем не менее допускают, что многие наши домашние расы происходят от общих предков; не почерпнут ли эти натуралисты отсюда урока осторожности, когда глумятся над идеей, что и виды в естественном состоянии — прямые потомки других видов?

Принципы отбора, принятые с древнейших времен, и их последствия

Рассмотрим вкратце теперь, какими ступенями шло образование домашних рас от одного или нескольких близких видов. Некоторая часть этого результата может быть отнесена на долю прямого и определенного действия внешних условий жизни и какая-то — на долю привычки; но было бы слишком смело приписывать этим влияниям различия между ломовой и скаковой лошадью, между борзой и ищейкой, почтовым голубем и турманом. Одна из самых замечательных особенностей наших домашних рас заключается в том, что мы видим у них адаптацию, конечно, не на пользу самого животного или растения, а к потребностям или прихотям человека. Некоторые полезные для человека вариации, вероятно, возникли внезапно или путем одного шага (step); так, например, многие ботаники полагают, что ворсовальные шишки с их крючками, с которыми не может соперничать никакое механическое приспособление, являются разновидностью дикого Dipsacus и что такой величины изменение могло возникнуть внезапно у сеянца. То же самое произошло, по-видимому, с собакой из породы turnspit, а по отношению к анконской овце это достоверно известно. Но когда мы сравниваем ломовую лошадь со скаковой,

дромадера с двугорбым верблюдом, различные породы овец, приспособленные либо к культурным полям, либо к горным пастбищам, с шерстью, пригодной у одной породы для одного, у другой — для другого назначения; когда мы сравниваем многочисленные породы собак, полезные для человека в самых разнообразных направлениях; когда мы сравниваем бойцового петуха, столь упорного в битве, с другими совершенно миролюбивыми породами, с «вечнонесущимися» курами, которые не хотят быть наседками, и с бантамками, такими маленькими и изящными; когда мы сравниваем друг с другом легионы сортов полевых, огородных, плодовых и декоративных растений, столь полезных для человека в различные времена года и для различных назначений или только приятных для глаз, я полагаю, что в этом надо видеть больше, чем простую изменчивость. Мы не можем допустить, чтобы все породы возникли внезапно столь совершенными и полезными, какими мы видим их теперь; действительно, во многих случаях мы знаем, что не такова была их история. Ключ к объяснению этого — способность человека к кумулирующему отбору: природа доставляет последовательные вариации, человек присоединяет их в известных, полезных ему направлениях. В этом смысле можно сказать, что он сам создал полезные для него породы.

Могущество этого принципа отбора не гипотетично. Не подлежит сомнению, что многие из наших выдающихся животноводов даже в течение одной человеческой жизни в значительной мере модифицировали свои породы рогатого скота и овец. Чтобы вполне дать себе отчет в том, что ими достигнуто, почти необходимо прочесть некоторые из множества сочинений, посвященных этой теме, и инспектировать животных. Животноводы обычно говорят об организации животного как о чем-то пластическом, что они могут лепить почти по желанию. Если бы я располагал местом, я мог бы привести многочисленные выдержки в этом смысле из самых компетентных авторов. Юатт (Youatt), знавший, вероятно, лучше, чем кто-либо, эту область сельского хозяйства и сам очень хороший знаток животных, говорит о принципе отбора как о средстве, «позволяющем животноводу не только модифицировать черты своего стада, но и совершенно изменять его. Это волшебный жезл, при помощи которого он вызывает к жизни любые желательные формы». Лорд Сомервилл (Somerville), упоминая о том, чего животноводы достигли по отношению к овце, говорит: «Кажется, будто они начертили на стене форму, совершенную во всех отношениях, и затем придали ей жизнь». В Саксонии важность принципа отбора в применении к мериносам до такой степени общепризнана, что есть люди, сделавшие себе из этого профессию: овец помещают на столе и изучают, как знатоки изучают картину; это повторяют три раза через промежутки в несколько месяцев, причем каждый раз овец отмечают и классифицируют, так что окончательно только самые лучшие отбираются для размножения.

Результаты, достигнутые английскими животноводами, всего лучше доказываются громадными ценами, уплачиваемыми за животных с хорошей родословной, которых вывозили во все концы света. Вообще улучшение вовсе не достигается скрещиванием различных пород; все лучшие

животноводы высказываются решительно против этого приема, исключая применение его иногда к близким между собою подпородам. А когда скрещивание было произведено, самый строгий отбор оказывается еще более необходимым, чем в обыкновенных случаях. Если бы отбор заключался только в отделении какой-либо резко выраженной разновидности и разведении ее, то принцип этот был бы до того очевиден, что едва ли заслуживал бы внимания; но его значение заключается в громадном результате, который достигается кумуляцией различий в одном направлении у следующих друг за другом поколений, совершенно незаметных для непривычного глаза, различий, которые я по крайней мере тщетно пытался оценить. Но ни один человек из тысячи не обладает верностью глаза и суждения, необходимой для того, чтобы сделаться выдающимся животноводом. Если он одарен этими качествами и годами изучал свой предмет, то, посвятив всю свою жизнь с упорной настойчивостью этому делу, он будет иметь успех и может достигнуть значительных улучшений породы; если же ему не достает хоть одного из этих качеств, он несомненно потерпит неудачу. Немногие поверят, какие природные качества и сколько лет практики необходимо для того, чтобы сделаться искусным знатоком голубей.

Те же принципы применяются и садоводами; но здесь изменения часто бывают более резкими. Никто, конечно, не предполагает, что наши лучшие формы образовались путем единичной вариации аборигенной формы. Мы имеем доказательства, что в тех случаях, о которых сохранились точные летописи, это было не так; в качестве незначительного примера приведем постоянно возрастающие размеры обыкновенного крыжовника. Мы замечаем поразительные улучшения многих садовых цветков при сравнении современных цветков с рисунками, сделанными лет 20, 30 тому назад. Когда раса растения хорошо установилась, семеноводы уже не выбирают лучшие экземпляры, а только просматривают свои гряды и выпалывают примеси («бродяг»), как они называют все растения, уклоняющиеся от установленного стандарта. По отношению к животным также применяется фактически такой тип отбора, потому что едва ли кто-нибудь когда-либо будет настолько беспечен, чтобы разводить породу от своих худших животных.

Что касается растений, то они представляют другую возможность наблюдать кумулированные эффекты отбора, а именно: при сравнении разнообразия цветков у разновидностей одного и того же вида в саду; разнообразие листьев, стручков, клубней или других частей, ценимых в огородничестве, по сравнению с цветками тех же разновидностей; разнообразие плодов растений одного и того же вида в фруктовых садах по сравнению с листьями и цветками того же ряда разновидностей. Посмотрите, как разнообразны листья капусты и как поразительно сходны ее цветки; как разнообразны цветки анютиных глазок и как сходны листья; как резко различаются по величине, окраске, форме и волосистости плоды различных сортов крыжовника, и, однако, цветки их мало различаются. Это не значит, что разновидности, во многом различающиеся в каком-нибудь одном отношении, не отличаются вообще в других; это едва ли

когда-нибудь случается и, возможно, даже никогда не случается — говорю это на основании тщательных наблюдений. Закон коррелятивных вариаций, значение которого никогда не следует упускать из виду, вызовет некоторые различия; но, как общее правило, не подлежит сомнению, что продолжительный отбор слабых вариаций, в листьях ли, цветках или плодах, образует расы, различающиеся между собою главным образом в этих признаках.

Можно возразить, что принцип отбора практикуется строго методически едва ли более трех четвертей столетия; в последние годы он, конечно, более обращает на себя внимание, и по этому вопросу появилось немало сочинений; соответственно этому получился быстрый и замечательный результат. Но совершенно неверно, будто принцип отбора — новейшее открытие. Я мог бы сослаться на несколько сочинений, относящихся к глубокой древности, в которых значение этого принципа вполне сознается. В грубый и варварский период английской истории часто ввозились из других стран отборные животные, а также издавались законы, запрещавшие их вывоз; предписывалось истребление лошадей ниже известного роста, а это вполне сравнимо с выпалыванием уклоняющихся растений («roguing») владельцами питомников. Я обнаружил, что принцип отбора отчетливо выражен в одной древней китайской энциклопедии. Правила отбора четко сформулированы несколькими классическими римскими авторами. Из некоторых мест в книге Бытия можно заключить, что даже в ту раннюю эпоху обращалось внимание на масть одомашненных животных. Современные отсталые племена для усовершенствования породы прибегают к скрещиванию своих собак с дикими видами Canidae, и раньше так делали, как видно из некоторых мест у Плиния. Туземцы Южной Африки подбирают свой рабочий скот под масть, так же поступают эскимосы со своими упряжками собак. Ливингстон (Livingstone) свидетельствует, что негры Центральной Африки, никогда не приходившие в соприкосновение с европейцами, высоко ценят хорошие домашние породы. Некоторые из этих фактов не указывают непосредственно на отбор, но доказывают, что разведение домашних животных обращало на себя внимание в глубокой древности и теперь обращает на себя внимание людей, стоящих на самых низших ступенях развития. Да и действительно, было бы странно, если бы они не уделяли внимания породообразованию: ведь наследование хороших и дурных качеств столь очевидно.

Бессознательный отбор

В настоящее время выдающиеся животноводы пытаются путем методического отбора, преследующего определенную цель, произвести новую расу или подпороду, превосходящую все прочие в стране. Но для нашей цели важнее та форма отбора, которую можно назвать бессознательным отбором и которая является следствием того, что всякий пытается обладать и поддерживать породу от самых лучших особей. Так, например, человек, который намеревается держать пойнтеров, естественно, старается достать

лучших собак, каких может, и затем получает потомство от них, хотя он не руководился желанием или надеждой на то, что порода будет все время улучшаться. Тем не менее мы вправе заключить, что подобный процесс, продолжаясь в течение столетий, может улучшить и модифицировать всякую породу, точно так как Бейкуэлл (Bakewell), Коллинз (Collins) и другие, применяя тот же процесс, но более методически, уже в течение своей жизни значительно модифицировали внешний вид и качества своего рогатого скота. Медленные и нечувствительные вариации такого рода не могут быть подмечены, если много лет назад сделанные измерения или тщательные рисунки данных пород будут служить для сравнения. В некоторых случаях, однако, неизменные или мало изменившиеся особи той же породы сохраняются в менее цивилизованных областях, где порода была менее улучшена. Есть основания предполагать, что спаниель кинг-чарлз был бессознательным путем значительно модифицирован со времени правления Карла I. Некоторые высококомпетентные авторитеты убеждены, что сеттер прямо произошел от спаниеля и, вероятно, медленно от него уклонился. Известно, что английский пойнтер значительно изменился за последнее столетие, и в этом случае изменение вызвано, как полагают, главным образом скрещиванием с гончей. Но нас интересует лишь, что это изменение было осуществлено ступенчато и бессознательно, и тем не менее оно так действительно, что в настоящее время, как сообщил мне м-р Борроу (Borrow), ни одна туземная испанская собака не похожа на нашего пойнтера, хотя нет никакого сомнения, что старый испанский пойнтер вывезен из Испании.

Путем такого же процесса отбора и тщательной тренировки английские скаковые лошади превзошли быстротой и размерами своих арабских предков, так что правила Гудвудских скачек предоставляют этим последним некоторую льготу по отношению к весу их наездника. Лорд Спенсер (Spencer) и другие показали, как возросли вес и скорость созревания рогатого скота в Англии по сравнению с породой, ранее содержавшейся здесь. Сравнивая описания, приводимые в различных старых сочинениях, с современным состоянием почтовых голубей и турманов в Британии, Индии и Персии, мы можем проследить стадии, через которые эти породы нечувствительно прошли и приобрели столь резкие отличия от скалистого голубя.

Юатт (Youatt) приводит превосходную иллюстрацию хода действия отбора, который можно считать бессознательным, поскольку животноводы совершенно не ожидали и даже не желали получившегося у них результата, а именно образования двух различающихся стад. Два стада лейстерских овец, которых содержали м-р Бакли (Buckley) и м-р Бергесс (Burgess), оба, по словам Юатта, «происходили от чистопородного стада м-ра Бекуэлла и сохранялись в течение 50 лет вполне чистокровными. Не может существовать ни малейшего подозрения в том, чтобы оба владельца хоть на сколько-нибудь изменили чистую кровь стада м-ра Бекуэлла, и тем не менее различие между овцами, принадлежащими этим двум джентельменам, так велико, что их можно признать двумя совершенно различными разновидностями».

Если бы даже существовали отсталые племена, настолько невежественные, чтобы никогда не задумываться о наследуемом признаке потомства их домашних животных, то и в таком случае животные, почему-либо особенно полезные для какой-либо специальной цели, тщательно сохранялись бы ими во время голода или других невзгод, которым так подвержена жизнь таких людей; эти отборные животные оставляли бы, вообще говоря, более значительное потомство, чем худшие, так что и здесь имел бы место своего рода бессознательный отбор. Насколько ценят своих животных даже дикари Огненной Земли видно по тому, что во время голода они убивают и пожирают своих старых женщин, ценя их менее своих собак.

У растений наблюдался градуальный процесс улучшения путем сохранения время от времени самых лучших особей: будут или нет они достаточно отличаться от остальных, чтобы их при первом появлении считать за отдельные разновидности, будет или нет происходить путем скрещивания смешение двух или нескольких видов или рас, можно прямо признать по таким показателям, как увеличенные размеры и красота, которые мы сейчас видим у разновидностей анютиных глазок, розы, пеларгонии, георгины и других растений при сравнении их со старыми разновидностями или родоначальными формами. Никто не надеется получить первосортные анютины глазки или георгины из семян дикого растения. Никто не ожидал бы получить первосортную сочную грушу из семян дикой груши, между тем как ее возможно получить от плохого одичавшего сеянца садовой груши. Груша разводилась в садах уже в древности, но, по-видимому, судя по описанию Плиния, была очень низкого качества. В садоводческих сочинениях мне попадались выражения удивления перед изумительным искусством садоводов, сумевших получить такие блестящие результаты из такого жалкого материала; но искусство это было очень простым и по отношению к полученному конечному результату применялось почти бессознательно. Оно заключалось всегда в разведении лучшей из известных разновидностей, в высеивании ее семян и в отборе несколько лучшей разновидности в случае ее появления и так далее. Но садоводы классической древности, разводившие лучшие сорта груш, которые были им доступны, конечно, не подозревали о таких превосходных плодах, которые мы теперь едим, хотя нашими прекрасными плодами мы обязаны до некоторой степени их заботам по отбору и сохранению лучших разновидностей, какие они могли найти.

Большая величина изменений, кумулированная таким образом, медленно и бессознательно, объясняет, я полагаю, общеизвестный факт, что во многих случаях мы не в состоянии узнать, а следовательно, и не знаем диких предков растений, наиболее долго культивируемых в наших садах и огородах. Если потребовались столетия или тысячелетия для того, чтобы улучшить или модифицировать большинство наших растений до той степени полезности, которой они отличаются теперь, то нам становится понятным, почему ни Австралия, ни м. Доброй Надежды, ни какая-либо другая страна, населенная совершенно нецивилизованными племенами, не дали нам ни одного растения, которое стоило бы культивировать. Причина этого лежит не в том, что эти страны, столь богатые видами, по

какой-то странной случайности не обладают аборигенными формами полезных растений, но в том, что туземные растения не улучшались непрерывным отбором до той степени совершенства, которой достигли растения в странах с древней цивилизацией.

По отношению к домашним животным, содержавшимся нецивилизованным человеком, не следует упускать из виду, что они почти всегда, по крайней мере в некоторые сезоны года, вынуждены бороться за свою пищу. И в двух странах с весьма различными условиями особи, слегка отличающиеся по конституции или строению, будут развиваться успешнее в одной стране, чем в другой, и, таким образом, благодаря процессу естественного отбора, как будет подробнее объяснено ниже, может образоваться две подпороды. Этим, вероятно, отчасти объясняется, почему разновидности, содержащиеся отсталыми племенами, как было замечено некоторыми авторами, более похожи на подлинные виды, чем разновидности, встречаемые в цивилизованных странах.

На основании изложенного воззрения на важность роли, которую играл отбор, производимый человеком, становится вполне ясным, почему наши домашние расы показывают адаптации в своем строении и образе жизни и приспособлены к потребностям и прихоти человека. Я полагаю далее, что нам становятся понятными и часто встречающийся ненормальный характер наших домашних рас, а также тот факт, что их различия так велики во внешних признаках и сравнительно так слабы во внутренних частях и органах. Человек почти не в состоянии или только с большим трудом может отбирать какие-либо уклонения в строении, не обнаруживающиеся чем-нибудь внешне, да и в редких случаях заботится он о внутреннем строении. Он может действовать посредством отбора только на вариации слабой степени, доставляемые ему природой. Никто не пытался бы вывести павлиньего голубя, пока не увидел голубя с необычно, хотя и в слабой степени, развитым хвостом, или дутыша, если бы ему не попался голубь с несколько ненормально развитым зобом; и чем необычнее и ненормальнее впервые появляющийся какой-либо признак, тем больше вероятность того, что он привлекал внимание человека. Но пользоваться такими выражениями, как «старается получить павлиньего голубя», в большинстве случаев, по моему мнению, совершенно неправильно. Человеку, в первый раз отобравшему голубя с несколько более широким хвостом, конечно, и не снилось, на что будут похожи потомки этой птицы благодаря продолжительному, отчасти бессознательному, отчасти методическому отбору. Может быть, предок всех павлиньих голубей имел всего 14 слегка растопыренных хвостовых перьев, как у современного яванского павлиньего или как у некоторых особей других различных пород, у которых попадалось до 17 перьев. Может быть, первый дутыш надувал свой зоб не более, чем теперь голубь-чайка надувает верхнюю часть своего пищевода, — привычка, на которую любители голубей не обращают внимания, так как она не относится к числу характерных признаков породы.

Не следует думать, что необходимо какое-либо значительное уклонение в строении, для того чтобы обратить на себя внимание любителя; он подмечает почти неуловимо малые различия, а человеку свойственно ценить

всякую, хотя бы самую ничтожную новинку, если она ему принадлежит. О значении, которое прежде могли придавать любым ничтожным различиям между особями одного вида, не следует судить по тем требованиям, которые предъявляются теперь, когда существует несколько вполне установившихся пород. Известно, что и теперь у голубей время от времени появляются многочисленные незначительные вариации, но они отбрасываются как ошибки или отступления от признанного у данной породы стандарта. Обыкновенный гусь, как известно, не произвел никаких заметных разновидностей; вследствие этого тулузский гусь и наш обыкновенный, различающиеся только окраской, этим самым непостоянным из признаков, недавно фигурировали на наших выставках домашней птицы как самостоятельные породы.

Изложенные воззрения, по-видимому, объясняют давно замеченный факт: именно, что нам почти ничего неизвестно о происхождении или истории наших домашних пород. В действительности о породе, как и о диалекте какого-нибудь языка, вряд ли можно сказать, что ее происхождение отчетливо. Человек сохраняет и разводит потомство особи с незначительным уклонением в строении или особенно заботливо подбирает лучших животных при спаривании и таким образом улучшает их, и улучшенные животные медленно распространяются в ближайшем соседстве. Но они едва ли еще будут отмечены особым названием, и так как ценность их еще невелика, их история не обратит на себя внимания. Улучшенные еще более тем же медленным, градуальным процессом, они получат более широкое распространение, будут признаны за нечто особое и ценное и только тогда, вероятно, впервые получат какое-нибудь местное название. В полуцивилизованных странах с очень ограниченными средствами сообщения распространение новой подпороды должно быть медленным процессом. Как только ценность ее признана, принцип, названный мною бессознательным отбором, будет содействовать медленной кумуляции характерных особенностей породы, каковы бы они ни были; в одну эпоху это может быть быстрее, чем в другую, смотря по возрастанию или падению моды на данную породу, в одной местности может быть сильнее, чем в другой, в зависимости от степени культурности жителей. Но очень маловероятно, чтобы сохранились какие бы то ни было данные о таких медленных, колеблющихся и нечувствительных изменениях.

Обстоятельства, благоприятные для отбора, производимого человеком

Скажу теперь несколько слов об обстоятельствах, благоприятных или неблагоприятных для отбора, производимого человеком. Высокая степень изменчивости, очевидно, благоприятна, так как доставляет обильный материал для деятельности отбора, и при крайней тщательности отбора было бы вполне достаточно простых индивидуальных различий для кумуляции модификации большего размера в почти любом желательном направлении. Поскольку вариации, явно полезные или приятные для чело-

века, возникают только изредка, вероятность их появления будет возрастать при большем числе содержимых особей. Отсюда численность имеет величайшее значение для успеха. Исходя из этого принципа, Маршалл (Marshall) заметил когда-то об овцах в некоторых частях Йоркшира, что «они никогда не будут улучшаться, потому что обычно принадлежат бедному населению и содержатся *маленькими партиями*». С другой стороны, владельцы питомников, разводящие в большом количестве одно и то же растение, обычно гораздо успешнее любителей выводят новые и ценные разновидности. Разведение животных и растений в большом числе возможно только в условиях, благоприятных для их размножения. Когда особей очень мало, все они, каковы бы ни были их качества, будут сохраняться на приплод, и это несомненно будет препятствовать отбору. Но, по всей вероятности, главным условием успеха является то, что животные или растения настолько высоко ценятся человеком, что он обращает самое пристальное внимание на малейшие уклонения в их качествах или строении. Без подобного внимания ничего не получится. Я слышал, как серьезно уверяли: какое счастье, что земляника стала изменяться именно с того времени, как садовники обратили на нее внимание. Без сомнения, земляника всегда изменялась с тех пор, как она разводится, но слабые разновидности игнорировались. Но как только садовники начали выбирать особи с незначительно более крупными, более ранними или вкусными ягодами, выращивать из них сеянцы, снова выбирать лучшие из них и снова высевать их семена, тогда (при некотором содействии скрещиванию между различными видами) появилось и то множество замечательных разновидностей земляники, которые были выведены за последние 50 лет.

Легкость устранения скрещивания у животных играет в образовании новых рас важную роль, по крайней мере в стране, уже населенной другими расами. В этом отношении большое значение имеет огораживание земельных участков. Кочующие отсталые племена или обитатели открытой равнины редко имеют более одной породы одного и того же вида. Голуби соединяются в пары на всю жизнь, и это представляет большое удобство для любителей голубей, так как несколько рас можно улучшать одновременно, сохраняя их в чистокровном состоянии в одном и том же птичнике; это обстоятельство было очень благоприятным для образования новых пород. Прибавлю, что голуби могут быстро размножаться в большом количестве, а худшие экземпляры легко устраняются, так как они идут в пищу. С другой стороны, очень трудно спаривать кошек вследствие их привычки бродить ночью, и хотя они высоко ценятся женщинами и детьми, мы редко видим, чтобы определенная порода могла долго удержаться; если же иногда и попадаются такие породы, то это почти всегда ввезенные из других стран. Хотя я не сомневаюсь в том, что некоторые домашние животные изменяются менее, чем другие, тем не менее редкость или отсутствие определенных пород кошки, осла, павлина, гуся и т. д. можно приписать главным образом тому, что отбор к ним не применяется: к кошкам — вследствие трудности их спаривания; к ослам — потому что их содержит обыкновенно только бедное население в небольшом числе и на их разведение не обращалось внимания, и только в недавнее время в неко-

торых районах Испании и Соединенных Штатов это животное замечательным образом модифицировано и улучшено тщательным отбором; у павлинов — вследствие трудности их разведения и вследствие содержания их небольшими стадами; у гусей — вследствие того, что они ценятся только из-за мяса и перьев, а главным образом потому, что показ различных пород не представлял удовольствия; но гусь при условиях его домашнего содержания, по-видимому, отличается исключительно негибкой организацией, хотя и она изменилась в незначительной степени, как было мною указано в другом месте.

[7]Некоторые авторы высказывали мнение, что размер вариации у наших домашних форм достигается очень скоро и затем уже не может быть превзойден. Но было бы опрометчиво утверждать, чтобы в каком бы то ни было случае был достигнут предел, потому что почти все наши животные и растения значительно улучшились во многих отношениях за последнее время, а это свидетельствует об их изменении. Было бы также опрометчиво утверждать, что признаки, достигнувшие теперь своего предельного развития, после того как они оставались постоянными в течение целых столетий, не могли бы при новых условиях жизни вновь варьировать. Но, конечно, как очень верно заметил м-р Уоллес, предел в конце концов будет достигнут. Так, например, должен существовать предел для быстроты бега сухопутного животного, определяемый преодолеваемым трением, весом передвигаемого тела и силою сокращения мышечных волокон. Однако нас интересует прежде всего то обстоятельство, что домашние разновидности одного и того же вида различаются между собою больше, чем виды одного рода, почти в любом признаке, на который человек обратил внимание и сделал предметом своего отбора. Исидор Жоффруа Сент-Илер доказал это по отношению к размерам, и то же можно сказать об окраске и, вероятно, длине волоса. Что касается быстроты, зависящей от многих черт строения, то Эклипс был несомненно быстрее и наши ломовые лошади несравненно сильнее, чем каких-либо два естественных вида, принадлежащих к одному роду. Так и у растений: семена различных разновидностей бобов или маиса, вероятно, гораздо более различаются в своих размерах, чем семена разных видов любого рода, относящегося к этим двум семействам. То же верно и относительно плодов различных разновидностей сливы и в еще большей мере дыни и относительно многих других аналогичных случаев.[7]

Подведем итоги относительно происхождения наших домашних рас животных и растений. Перемены в жизненных условиях имеют наибольшее значение в возникновении изменчивости как при прямом воздействии на организацию, так и косвенном — через воспроизводительную систему. Невероятно, чтобы изменчивость была врожденной и обязательной при всяких условиях. Большая или меньшая сила наследственности и реверсии определяет, сохранятся ли вариации. Изменчивость подчиняется многим неизвестным законам, из которых коррелятивный рост является, вероятно, наиболее важным. Кое-что, но мы не знаем, как много может быть приписано определенному воздействию жизненных условий. Некоторый результат и, возможно, значительный может быть приписан возра

стающему употреблению или неупотреблению органов. Конечный результат, таким образом, оказывается крайне сложным. В некоторых случаях скрещивание между различными аборигенными видами, по-видимому, играло важную роль в происхождении наших пород. Если в данной стране некогда образовалось несколько пород, изредка применяемое скрещивание их при содействии отбора значительно способствовало, без сомнения, образованию новых подпород; но значение скрещивания было значительно преувеличено как по отношению к животным, так и по отношению к растениям, разводимым семенами. У растений, время от времени разводимых черенками, почками и т. п., значение скрещивания громадно, потому что растениевод может в этом случае не обращать внимания на крайнюю степень вариабельности и гибридов, и помесей и на стерильность гибридов; но растения, не размножающиеся семенами, мало интересны для нас, так как их существование только временное. Над всеми этими причинами Изменения преобладающей Силой было, по-видимому, кумулирующее действие Отбора, применявшегося методически и быстро или бессознательно и медленно, но зато с более действительными результатами.

Глава II

ВАРИАЦИИ В ПРИРОДЕ[1]

Изменчивость. — Индивидуальные различия. — Сомнительные виды. — Широко распространенные, наиболее расселенные и обычные виды наиболее варьируют. — Виды более крупных родов в каждой стране варьируют чаще, чем виды меньших родов. — Многие виды более крупных родов сходны с разновидностями в том, что они очень тесно, но неодинаково связаны друг с другом и имеют ограниченное распространение.

Прежде чем применить выработанные в предыдущей главе общие основания к органическим существам в природе, мы должны вкратце обсудить, подвержены ли последние какой-либо вариации. Для надлежащего изложения этой темы потребовалось бы привести длинный перечень сухих фактов, но я отложу это до другого, позднейшего труда. Не стану я обсуждать здесь и различные определения, которые были предложены для термина «вид». Ни одно из определений не удовлетворило всех натуралистов; и, однако, каждый натуралист смутно понимает, что он разумеет, говоря о виде. Вообще этот термин включает неизвестный элемент отдельного творческого акта. Термин «разновидность» (variety) также трудно поддается определению; но здесь почти всегда подразумевается общность происхождения, хотя ее только очень редко можно доказать. Имеем мы еще так называемые уродства, но они ступенчато переходят в разновидности. Уродством, я полагаю, считают значительное уклонение в строении, обыкновенно вредное или бесполезное для вида. Некоторые авторы употребляют термин «вариация» в техническом смысле, так как разумеют под ним модификацию, вызванную непосредственным действием физических условий жизни; «вариации» в этом смысле считаются ненаследственными, но кто поручится, что карликовые формы раковин в опресненных водах Балтийского моря, или такие же формы альпийских растений, или более густой мех северных животных не будут в некоторых случаях наследоваться по крайней мере в нескольких поколениях? А в таком случае, я полагаю, эти формы можно было бы назвать разновидностями.

[2] Сомнительно, чтобы носители таких внезапных и значительных уклонений в строении, как те, которые иногда попадаются у наших домашних форм, в особенности у растений, могли непрерывно размножаться в природе. Почти каждая часть органического существа столь превосходно связана с комплексом условий его жизни, что внезапное возникновение какой-либо части в совершенной форме кажется также невероятным, как

изобретение человеком сложного механизма в совершенном виде.[2] При доместикации иногда возникают уродства, вполне похожие на нормальное строение других, совершенно не сходных с ними животных. Так, свиньи иногда рождались с чем-то вроде хобота, и если бы в природе какой-нибудь вид того же рода нормально обладал хоботом, можно было бы заключить, что этот хобот возник первоначально как уродство; но до сих пор, несмотря на тщательные поиски, мне еще не удалось найти случая возникновения уродств, сходных с нормальным строением близких форм, а только такие случаи имели бы прямое отношение к рассматриваемому вопросу. Если бы подобные уродливые формы и возникали в природе и могли бы даже размножаться (что случается далеко не всегда), то их сохранение зависело бы от исключительно благоприятных обстоятельств, поскольку они представляют редкие и единичные случаи. Сверх того, в первом же и в последующих за ним поколениях они скрещивались бы с обыкновенной формой, и вследствие этого их ненормальный признак почти неизбежно исчезал бы. Но в одной из последующих глав я вернусь к вопросу о сохранении и упрочении единичных или редких уклонений.

Индивидуальные различия[3]

Индивидуальными могут быть названы многочисленные незначительные различия, обнаруживающиеся между потомками от общих родителей или наблюдаемые у особей предположительно с таким же происхождением, а именно принадлежащих к одному и тому же виду и обитающих в одной и той же ограниченной местности. Никто, конечно, не считает, что все особи одного вида отлиты как бы в одну форму. Эти индивидуальные различия крайне для нас важны, так как они часто наследственны, как всякому известно; они доставляют естественному отбору материал для дальнейшего действия и кумуляции, подобно тому как у одомашненных форм человек кумулирует индивидуальные различия в заданном направлении. Эти индивидуальные различия обычно касаются частей, которые натуралисты считают несущественными; но я мог бы привести длинный перечень фактов в доказательство того, что и части, которые должно признать существенными, все равно с физиологической или с систематической точек зрения также иногда варьируют у особей одного и того же вида. Я убежден, что самый опытный натуралист изумился бы многочисленности случаев изменчивости даже в самых существенных частях строения, случаев, которые он мог бы собрать на основании авторитетных данных, подобно тому как я собирал их в течение длинного ряда лет. Не следует забывать, что систематики не испытывают удовольствия, встречаясь с изменчивостью в важнейших признаках, и что найдется немного людей, которые стали бы тщательно изучать внутренние и существенные органы и сравнивать их у многих особей одного и того же вида. Трудно было бы ожидать, чтобы разветвление главных нервов при самом отхождении их от большого центрального узла у насекомого было бы изменчиво в пределах одного вида; можно было бы предположить, что различия такого порядка

осуществляются только медленно и постепенно; и тем не менее сэр Дж. Лаббок (J. Lubbock) показал такую степень изменчивости этих главных нервов у Coccus, которую почти можно сравнивать с неправильным ветвлением ствола дерева. Можно еще прибавить, что этот философствующий натуралист показал, что и мускулы у личинок некоторых насекомых далеко не однообразны. Авторы иногда вертятся в порочном круге, утверждая, что существенные органы никогда не варьируют, так как сами они практически считают существенными (в чем некоторые натуралисты честно признаются) те органы, которые не варьируют; с этой точки зрения, конечно, невозможно найти ни одного случая изменения существенной части, но со всякой другой точки зрения найдется много тому примеров.

Существует одно обстоятельство, связанное с индивидуальными различиями и крайне загадочное; я разумею существование так называемых «многообразных», или «полиморфных», родов, в которых виды представляют необычный объем вариации. Относительно большинства этих форм едва ли два натуралиста сойдутся во мнении, признать ли их как виды или как разновидности. К их числу можно отнести Rubus, Rosa и Hieracium среди растений и некоторые роды насекомых и плеченогих (Brachiopoda). В большинстве полиморфных родов некоторые виды имеют фиксированные и определенные признаки. Роды, полиморфные в одной стране, за малыми исключениями полиморфны и в других странах; то же применимо, судя по раковинам Brachiopoda, и к организмам предшествовавших эпох. Эти факты крайне загадочны, так как, по-видимому, показывают, что этот род изменчивости не зависит от условий существования. Я склоняюсь к предположению, что по крайней мере в некоторых из этих полиморфных родов мы встречаемся с вариациями, которые и не полезны, и не вредны для вида и которыми естественный отбор вследствие этого не завладел, как это будет объяснено в дальнейшем.

[4]Особи одного и того же вида нередко, как всякому известно, представляют большие различия в строении независимо от вариации, как например оба пола разных животных, две или три касты стерильных самок или рабочих насекомых, незрелые или личиночные стадии многих низших животных. Известны также случаи диморфизма и триморфизма у животных и растений. Так, например, м-р Уоллес, обративший в последнее время внимание на эту тему, указал, что самки некоторых видов бабочек Малайского архипелага регулярно появляются в двух или даже трех резко различающихся формах, не связанных промежуточными разновидностями. Фриц Мюллер (Fritz Müller) описал аналогичные, но еще более удивительные случаи у самцов некоторых бразильских ракообразных; так, например, самцы Tanais регулярно встречаются в двух различных формах: у одной сильные и своеобразные клешни, у другой антенны гораздо обильнее усажены обонятельными волосками. Хотя в большинстве этих случаев две или три формы как у растений, так и у животных в настоящее время не связаны промежуточными градациями, возможно, что некогда они были ими связаны. М-р Уоллес, например, описывает такой случай: известный вид бабочки на одном острове представлен большим рядом разновидностей, связанных промежуточными звеньями, а крайние

члены этого ряда очень похожи на две формы близкого диморфного вида, обитающего в другой части Малайского архипелага. Так же и у муравьев: несколько каст рабочих совершенно различны; но в некоторых случаях, как мы увидим дальше, касты связаны между собою разновидностями, представляющими очень тонкие переходы. То же заметил и я у некоторых диморфных растений. Конечно, с первого взгляда нельзя не изумляться тому факту, что даже одна самка-бабочка оказывается в состоянии производить одновременно три различные женские и одну мужскую формы или что гермафродитное растение приносит в одной и той же коробочке семена трех различных гермафродитных форм, которые носят три женских и три или даже шесть различных мужских форм. Тем не менее это только более резкие случаи самого обыкновенного явления, т. е. рождения самкой особей двух полов, иногда отличающихся друг от друга самым поразительным образом.[4-5]

Сомнительные виды

В некоторых отношениях особенно важны для нас формы, имеющие в значительной степени признаки видов, но настолько сходные с другими формами или так тесно связанные с ними промежуточными градациями, что натуралисты не склонны рассматривать их в качестве самостоятельных видов. Мы имеем все основания думать, что многие из этих сомнительных и близко между собой родственных форм уже с давних пор сохраняют постоянство своих признаков, насколько нам известно, столь же давно, как и хорошие и истинные виды. На практике каждый раз, когда натуралист в состоянии связать какие-нибудь две формы промежуточными звеньями, он признает одну из них за разновидность другой, признавая наиболее обычную, а порой и только ранее описанную за вид, а другую — за разновидность. Но имеются случаи, которых я здесь не буду перечислять, когда возникает значительное затруднение при разрешении вопроса, можно ли рассматривать одну форму в качестве разновидности другой, если они даже тесно связаны промежуточными звеньями; затруднение не всегда устраняется обычным предположением о гибридной природе промежуточных форм. В очень многочисленных случаях одна форма признается за разновидность другой не потому, что промежуточные звенья действительно были найдены, а потому, что наблюдатель на основании аналогии заключает, что они где-нибудь существуют либо могли когда-нибудь существовать, — но здесь, понятно, открывается широкое поле для сомнений и догадок.

Поэтому при разрешении вопроса, следует ли известную форму признать за вид или за разновидность, единственным руководящим началом является мнение натуралистов, обладающих верным суждением и большой опытностью. Тем не менее во многих случаях вопрос решается только по большинству голосов натуралистов, так как немного найдется ясно выраженных и хорошо известных разновидностей, которые не были бы признаны за виды, по крайней мере несколькими компетентными судьями.

Неоспоримо, что разновидности подобной сомнительной природы далеко не малочисленны. Сравните флоры Великобритании, Франции или Соединенных Штатов, составляемые различными ботаниками, и вы изумитесь числу форм, которые одними ботаниками признаются за хорошие виды, а другими — только за разновидности. М-р Г. Ч. Уотсон (H. C. Watson), которому я много обязан за оказанную мне всякого рода помощь, отметил для меня 182 британских растения, которые обычно рассматриваются как разновидности; но все они ботаниками признаны за виды; при составлении этого списка он не включил в него много незначительных разновидностей, которые тем не менее некоторыми ботаниками признавались в качестве видов, и совершенно опустил несколько высокополиморфных родов. К родам, включающим наиболее полиморфные формы, м-р Бабингтон (Babington) относит 251 вид, а м-р Бентем (Bentham) — всего 112 (разница в 139 сомнительных форм!). Среди животных, спаривающихся для каждого деторождения и очень подвижных, сомнительные формы, признаваемые одним зоологом за виды, а другим — за разновидности, редко встречаются в пределах одной страны, но обычны в различных областях. Какое множество птиц и насекомых, встречающихся в Северной Америке и в Европе и мало отличающихся друг от друга, было признано одним выдающимся натуралистом за несомненные виды, а другим — за разновидности или, как их часто называют, географические расы!

[6]М-р Уоллес в нескольких ценных исследованиях, посвященных разным животным, и в особенности Lepidoptera, обитающим на островах Малайского архипелага, указывает, что их можно распределить под следующими четырьмя заголовками: варьирующие формы, локальные формы, географические расы, или подвиды, и истинные замещающие виды. Первые, или варьирующие, формы очень вариабельны в пределах одного острова. Локальные формы сравнительно постоянны и отличаются на каждом отдельном острове, но если сравнить их всех с разных островов, различия оказываются так малы и постепенны, что почти невозможно их определить или описать, хотя в то же время крайние формы достаточно различны между собой. Географические расы, или подвиды, представляют локальные формы, вполне определенные и изолированные; но так как они не различаются сильно заметными или важными признаками, «то не существует другого критерия, кроме личного мнения, чтобы решить, какие из них признавать за виды и какие — за разновидности». Наконец, замещающие виды занимают в экономии природы каждого острова те же места, что и локальные формы, или подвиды; но так как степень различия между ними значительно превышает степень различия между локальными формами или между подвидами, то они почти всегда признаются натуралистами за истинные виды. Тем не менее невозможно предложить верного критерия для различения варьирующих форм, локальных форм, подвидов и замещающих видов.[6]

Много лет назад, сравнивая или наблюдая, как другие сравнивали, птиц с различных близко расположенных друг к другу островов Галапагосского архипелага как друг с другом, так и с птицами Американского материка, я был крайне поражен, как неопределенно и произвольно раз-

личие между видом и разновидностью. На островках маленькой группы Мадейры существует много насекомых, которые в превосходном труде м-ра Вулластона (Wollaston) значатся как разновидности, но которых многие энтомологи несомненно признали бы за самостоятельные виды. Даже в Ирландии есть несколько животных, которые теперь обычно считаются разновидностями, но которые некоторыми зоологами признавались за виды. Некоторые опытные орнитологи рассматривают нашего британского красного тетерева только за резко выраженную расу норвежского вида, между тем как большинство признает его за несомненный вид, свойственный исключительно Великобритании. Значительное расстояние между районами обитания двух сомнительных форм побуждает многих натуралистов признавать их за самостоятельные различные виды; но следовало бы спросить, какое же расстояние можно признать достаточным; если расстояние между Америкой и Европой достаточно, то можно ли признать таковым расстояние от Европы до Азорских островов, или до Мадейры, или до Канарских островов, или между различными островками этих маленьких архипелагов?

[7]М-р Б. Д. Уолш (B. D. Walsh), известный энтомолог Соединенных Штатов, дал описание того, что он называет фитофагическими разновидностями и фитофагическими видами. Большинство растительноядных насекомых водится исключительно на каком-нибудь одном растении или группе растений; другие питаются безразлично многими растениями, не изменяясь вследствие этого. В некоторых, однако, случаях насекомые, встречающиеся на различных растениях, по наблюдениям м-ра Уолша, представляют незначительные, но постоянные различия в цвете, размерах или характере выделений, свойственные личиночной или взрослой стадии либо обоим стадиям. В некоторых случаях только самцы, в других случаях и самцы, и самки обладали такого рода незначительными различиями. Когда различия более или менее резко выражены и распространяются на оба пола и все возрасты, формы эти всеми энтомологами рассматриваются как настоящие виды. Но ни один наблюдатель не мог бы определить, какие из этих фитографических форм другой признает видами, какие разновидностями, хотя бы он и мог сделать это для самого себя. М-р Уолш признает за разновидности те формы, которые, можно полагать, свободно скрещиваются, а видами — те из них, которые, по-видимому, утратили эту способность. Так как различия зависят от того, что насекомые долгое время питались на различных растениях, то едва ли можно ожидать, чтобы звенья, связывающие несколько форм, могли быть теперь найдены. Таким образом, натуралист лишается лучшего своего критерия для признания сомнительной формы видом или разновидностью. То же необходимо случается и с близкородственными организмами, обитающими на различных континентах или островах. Когда же, наоборот, животное или растение распространено на одном и том же континенте или на островах одного архипелага и представляет различные формы в разных областях, всегда имеется много вероятности, что будут обнаружены промежуточные формы, которые свяжут друг с другом крайние формы, и эти последние, таким образом, будут низведены до ранга разновидностей.[7]

[8]Некоторые натуралисты полагают, что у животных никогда не бывает настоящих разновидностей; но зато те же натуралисты малейшему отличию придают видовое значение; и когда одна и та же форма встречается в двух отдаленных друг от друга странах или в двух геологических формациях, они заключают, что под одинаковой внешностью скрываются два различных вида. Таким образом, термин «вид» превращается в бесполезную абстракцию, подразумевающую и допускающую отдельный акт творения.[8] Не подлежит сомнению, что большое число форм, признаваемых высококомпетентными судьями за разновидности, в такой степени похожи на виды, что были признаны за таковые другими, не менее высококомпетентными судьями. Но обсуждать вопрос, следует ли их называть видами или разновидностями, пока не существует общепризнанного определения этих терминов, значило бы попусту толочь воду в ступе.

[9]Многие случаи резко выраженных разновидностей или сомнительных видов заслуживают внимания, так как в попытках установить их ранг было выдвинуто несколько интересных линий рассуждений, касающихся географического распространения, аналогичных вариаций, гибридизации и пр.; но недостаток места не позволяет мне обсудить их здесь.[9] Более внимательное исследование во многих случаях, без сомнения, приведет натуралистов к единогласию относительно того, как расценивать сомнительные формы. Однако следует заметить, что в наилучше изученных странах встречается наибольшее число этих сомнительных форм. Меня постоянно поражал тот факт, что если какое-нибудь животное или растение в природе очень полезно человеку или так или иначе привлекает его внимание, то почти повсеместно найдутся указания на их разновидности. Более того, некоторыми учеными эти разновидности нередко признаются за виды. Возьмем обыкновенный дуб, как тщательно он был изучен; тем не менее один немецкий ботаник выделил более дюжины видов из форм, которые почти всеми другими ботаниками признаются за разновидности; а в Англии можно привести свидетельство высших ботанических авторитетов и практиков как в пользу того, что две формы дуба (Quercus sessiliflora и Q. pedunculata) хорошие и самостоятельные виды, так и в пользу того, что это только простые разновидности.

[10]Упомяну здесь о замечательном труде о дубах всего света, недавно опубликованном О. Декандолем (A.-P. de Candolle). Никто, конечно, никогда не располагал более обильным материалом для различения видов и не обрабатывал его с большей ревностью и проницательностью. Он прежде всего дает подробный перечень тех черт строения, которые варьируют у некоторых видов и количественно оценивает относительную частоту вариаций. Он указывает около дюжины признаков, которые могут варьировать даже на одной и той же ветви, иногда в зависимости от возраста или степени развития, иногда же без всякой видимой причины. Эти признаки, конечно, не имеют значения видовых, но они, как заметил Эйса Грей (Asa Gray) в статье, посвященной этому труду, обыкновенно входят в состав видовых диагнозов. Декандоль поясняет далее, что он называет видами только формы, отличающиеся друг от друга признаками, никогда не варьирующими на одном и том же дереве и никогда не связанными про-

межуточными ступенями. Обсудив этот вопрос — результат огромной работы, он выразительно замечает: «Ошибаются те, кто продолжает повторять, что большинство наших видов строго разграничено и что сомнительные виды составляют ничтожное меньшинство. Это могло казаться верным, пока какой-нибудь род был недостаточно известен, а его виды, установленные на основании небольшого числа экземпляров, имели, так сказать, предварительный характер. Но как только наши сведения начинают разрастаться, промежуточные формы всплывают одна за другой, а с ними растут и сомнения относительно границ вида». Он прибавляет далее, что именно наилучше известные виды содержат наибольшее число спонтанно появившихся разновидностей и подразновидностей. Так, Quercus robur имеет 28 разновидностей; все они, за исключением шести, группируются вокруг трех подвидов, а именно Q. pedunculata, Q. sessiflora и Q. pubescens. Формы, соединяющие эти три подвида, сравнительно редки; и если бы, как замечает опять Эйса Грей, эти связующие формы, которые ныне редко встречаются, окончательно исчезли, три подвида очутились бы в таком же взаимном отношении, в каком находятся четыре или пять предварительно установленных видов, тесно группирующихся вокруг типичного Q. robur. В заключение Декандоль допускает, что из 300 видов, которые будут перечислены в его «Prodromus» как принадлежащие к роду дубов, по крайней мере две трети только предварительные виды, т. е. еще не удовлетворяют вполне вышеприведенному определению истинного вида. Необходимо прибавить, что Декандоль не верит более в то, что виды являются неизменными творениями, и заключает, что теория происхождения (derivative) более естественна «и более согласна с известными фактами палеонтологии, географии растений и животных, анатомии и классификации».[10]

Когда молодой натуралист приступает к изучению совершенно незнакомой ему группы организмов, на первых порах его ставит в тупик, какие различия признавать за видовые, какие за разновидности, так как он не знает ничего о размерах и характере вариации, свойственной этой группе; а это, наконец, показывает, насколько здесь обычна одна и та же вариация. Но если он ограничит свое понимание каким-нибудь одним классом в пределах одной страны, то он скоро придет к определенному заключению относительно ранга большинства сомнительных форм. Сначала он будет склонен к установлению многочисленных видов, так как, подобно упомянутым выше любителям голубей или кур, будет поражен размерами различий изучаемых форм и не обладает еще достаточными сведениями об аналогичных вариациях в других группах и других странах, сведениями, которые могли бы исправить его первые впечатления. Расширяя пределы своих наблюдений, он будет наталкиваться на все большее число затруднительных случаев, так как встретит большое количество близкородственных форм. Если его наблюдения будут еще более обширными, он привыкнет, наконец, разбираться в этих сомнительных случаях, но достигнет этого результата только ценой допущения, что вариации многочисленны, — а справедливость этого вывода будет в свою очередь оспариваться другими натуралистами. Если же ему приведется изучать близкие

формы, полученные из стран, теперь не смежных, причем он не может даже надеяться найти промежуточные звенья, он будет вынужден почти всецело опираться на аналогии,. и его трудности достигнут своего апогея.

Не подлежит сомнению, что до настоящего времени не удалось провести ясной линии демаркации между видами и подвидами, т. е. формами, которые, по мнению некоторых натуралистов, приближаются к видам, но не вполне достигают этого ранга, или между подвидами и отчетливо выраженными разновидностями, или, наконец, между менее ясными разновидностями и индивидуальными различиями. Эти различия нечувствительно сливаются в один непрерывный ряд, а всякий ряд внушает сознанию мысль о действительном переходе.

Следовательно, я смотрю на индивидуальные различия, хотя они мало интересны для систематика, как в высшей степени важные для нас, так как они представляют собой первые шаги к образованию разновидностей, настолько незначительных, что о них, как обычно полагают, не стоит упоминать в естественноисторических сочинениях. Разновидности, которые в некоторой степени более различаются между собой и в некоторой степени постоянны, я рассматриваю как ступени к более резко выраженным и постоянным разновидностям, а эти последние — как ступени к подвидам, а затем к видам. Переход с одной стадии различия на другую во многих случаях мог быть простым результатом природы самого организма и различных физических условий, которым он долго подвергался; но по отношению к важнейшим адаптивным признакам переход от одной стадии к другой можно с уверенностью приписать кумулирующему действию естественного отбора, как будет разъяснено дальше, а равно последствиям употребления или неупотребления органов. Ясно выраженная разновидность может быть вследствие этого названа зарождающимся видом; но насколько оправдывается это заключение, можно будет судить только на основании разнообразных фактов и соображений, изложенных во всем этом труде.

Нет необходимости предполагать, что все разновидности или зарождающиеся виды достигают ранга видов. Они могут вымирать или могут сохраняться как разновидности в течение весьма долгих периодов, как это было показано м-ром Вулластоном (Wollaston) на разновидностях некоторых ископаемых наземных моллюсков на Мадейре и Гастоном де Сапорта (Gaston de Saporta) на растениях. Если бы разновидность достигла такой степени процветания, что превысила бы численность родительского вида, то она рассматривалась бы как вид, а вид превратился бы в разновидность; либо она могла бы совершенно заменить и вытеснить родительский вид; либо, наконец, оба могли бы существовать одновременно и считаться за самостоятельные виды. Но мы вернемся к этому вопросу при дальнейшем изложении.

Из всего сказанного ясно, что термин «вид» я рассматриваю как произвольный, присвоенный ради удобства для обозначения близко сходных между собою особей и не отличающийся в основном от термина «разновидность», которым обозначают менее отчетливые и более флюктуирующие

формы. С другой стороны, термин «разновидность» по сравнению с простыми индивидуальными различиями также применяется произвольно, ради удобства.

Широко распространенные, наиболее расселенные и обычные виды наиболее варьируют

Руководствуясь теоретическими соображениями, я полагал, что путем составления таблиц всех разновидностей нескольких хорошо обработанных флор можно получить интересные данные касательно природы и отношений наиболее изменчивых видов. С первого взгляда задача оказалась очень простой; но м-р Г. Ч. Уотсон (H. C. Watson), которому я очень обязан за его ценные указания и помощь в этом деле, вскоре убедил меня, что она сопряжена со значительными трудностями; в том же смысле и еще решительнее высказался потом и д-р Хукер. Откладываю до позднейшего труда обсуждение этих трудностей и списки, выражающие относительную численность изменчивости видов. Д-р Хукер разрешает мне добавить, что, тщательно изучив мою рукопись и просмотрев таблицы, он считает нижеследующие выводы вполне достаточно обоснованными. Но весь этот вопрос, изложенный с неизбежной здесь краткостью, представляется довольно запутанным; к тому же невозможно избежать ссылок на «борьбу за существование», «дивергенцию признака» и другие вопросы, обсуждение которых еще предстоит впереди.

Альфонс Декандоль и другие показали, что растения, обладающие широкой областью распространения, обычно образуют разновидности; этого можно было ожидать, так как они подвергаются действию разнообразных физических условий и вступают в конкуренцию с различными группами органических существ (а это обстоятельство, как увидим, также, если не еще более, важно). Но мои таблицы[11] показывают далее, что в любой ограниченной области имеются виды наиболее обычные, т. е. представленные наибольшим числом особей, и виды, наиболее равномерно расселенные внутри своей страны (а это условие совершенно отлично от широты ареала, а в известном смысле — от обычности вида); именно эти виды чаще всего дают начало разновидностям, достаточно отчетливо выраженным, чтобы быть отмеченными в ботанических работах. Следовательно, наиболее процветающие, или, как их можно назвать, доминирующие виды — виды с широким ареалом, более равномерно расселенные внутри ареала и наиболее богатые особями; они-то чаще всего дают начало хорошо выраженным разновидностям или, с моей точки зрения, зарождающимся видам. И это, пожалуй, следовало предвидеть: так как разновидности, чтобы сколько-нибудь упрочиться, по необходимости ведут борьбу с другими обитателями страны, то уже доминирующие виды произведут, по всей вероятности, потомство, которое, хотя и модифицированное в слабой степени, все же унаследует преимущества, обеспечившие их предкам доминирование над другими обитателями той же области.[12] Говоря о доминирующих формах, я разумею только формы, вступающие в конкуренцию, и в особенности членов

одного и того же рода или класса, ведущих почти одинаковый образ жизни. По отношению к численности особей или обычности вида сравнение касается, конечно, только членов одной и той же группы. Какое-нибудь высшее растение может быть признано доминирующим, если численность его выше и оно широко расселено сравнительно с другими растениями в той же стране, живущими в тех же почти условиях. Такое растение не будет менее доминирующим, если рядом с ним какая-нибудь обитающая в воде нитчатка или какой-нибудь паразитный гриб представлены несметно большим числом особей и еще шире расселены. Но если нитчатка или паразитный гриб превосходят в указанном смысле ближайшие к ним формы, то они будут доминирующими в пределах своего класса.[12]

Виды более крупных родов в каждой стране варьируют чаще, чем виды меньших родов

Если растения какой-нибудь страны, описанные в какой-либо «Флоре», разделить на две равные группы так, чтобы в одну из них вошли представители значительно крупных родов (т. е. родов, включающих много видов), а в другую — представители меньших родов, то в первой окажется большее число обычных и равномерно расселенных, т. е. доминирующих видов. Это можно было предвидеть; самый факт, что многочисленные виды одного рода обитают в известной стране, уже доказывает, что в неорганических или органических условиях этой страны существует нечто благоприятное для рода, а отсюда мы вправе ожидать, что встретим в более крупных родах, т. е. родах, заключающих много видов, относительно большее число доминирующих видов. Но ввиду того, что множество причин затемняет этот результат, меня удивляет, что в моих таблицах[13] обнаружилось большинство, хотя и незначительное, на стороне более крупных родов. Остановлюсь только на двух причинах, могущих затемнять эти результаты. Пресноводные и солончаковые растения имеют обычно широкий ареал и равномерно расселены, но это, по-видимому, связано с особенностями их стаций и почти не имеет ничего общего с величиной рода, к которому они относятся. Также низкоорганизованные растения обычно гораздо шире расселены, чем растения высшей организации, и здесь опять-таки не существует никакой связи с размерами рода. Причина широкого распространения низших растений будет нами рассмотрена в главе о географическом распространении.

Рассматривая виды лишь как более сильно обозначившиеся и хорошо определившиеся разновидности, я пришел к предположению, что в каждой стране виды более крупных родов чаще представлены разновидностями, чем виды меньших родов, так как всюду, где уже образовалось много близких видов (т. е. видов одного рода), должно, как общее правило, еще продолжаться образование новых разновидностей, или зарождающихся видов. Где растет много взрослых деревьев, мы ожидаем найти и много поросли. Где образовалось много видов одного рода путем вариации, там обстоятельства были благоприятны для изменения; и, следовательно, можно ожи-

дать, что они продолжают оставаться в общем благоприятными для этого. С другой стороны, если смотреть на каждый вид как на отдельный акт творения, то нет никакого основания, для того чтобы разновидностей было больше в группе, богатой видами, чем в группе, бедной ими.

Для проверки правильности этого предположения я расположил растения 12 стран и жесткокрылых насекомых двух областей в две почти равные группы: виды более крупных родов, с одной стороны, виды меньших родов — с другой, и оказалось неизменным правило, что относительно большее количество видов, образующих разновидности, было на стороне более крупных родов, а не на стороне малых. Сверх того, виды больших родов, если только они образуют разновидности, неизменно образуют их в большем числе, чем виды малых родов. Те же два результата получаются и при несколько иной группировке, т. е. когда самые малые роды, заключающие от одного до четырех видов, совершенно исключаются из таблиц. Смысл этих фактов ясен, если признать, что виды — только сильно выраженные и постоянные разновидности: ибо везде, где образовалось много видов одного рода, или, если можно так выразиться, везде, где фабрика видов была деятельна, мы вообще должны застать эту фабрику еще в действии, тем более что имеем все основания предполагать, что этот процесс производства новых видов должен совершенствоваться медленно. И это соображение оправдывается, если разновидности рассматривать как зарождающиеся виды, так как мои таблицы ясно показывают, что в каждом роде, в котором образовалось много видов, эти виды, как общее правило, представлены разновидностями или зарождающимися видами в количестве, превышающем среднее. Из этого не следует, что все более крупные роды продолжают сейчас сильно варьировать и увеличивают, таким образом, число своих видов или что ни один малый род сейчас не варьирует и не разрастается; если бы это было так, то это было бы роковым для моей теории, поскольку геология с полной ясностью повествует, что меньшие роды с течением времени нередко сильно разрастались, а более крупные роды нередко достигали своего максимума и затем клонились к упадку и исчезали. Нам нужно только показать, что там, где в пределах одного рода образовалось много видов, в среднем они еще продолжают образовываться в большом числе, а это оказывается верным.

Многие виды более крупных родов сходны с разновидностями в том, что они очень тесно, но не одинаково связаны друг с другом и имеют ограниченное распространение

Существуют и другие заслуживающие внимания отношения между видами более крупных родов и их установленными разновидностями. Мы видели, что нет непогрешимого критерия, позволяющего различить виды и хорошо выраженные разновидности; когда же не найдено промежуточных звеньев между двумя сомнительными формами, натуралисты вынуждены руководствоваться в своих выводах размерами различия между этими

формами и решать по аналогии вопрос, достаточны ли эти различия для возведения одной из них или обеих в ранг вида. Отсюда размеры различия являются весьма важным критерием для решения вопроса, могут ли две формы быть признаны за виды или за разновидности. Но Фрис (Fries) заметил относительно растений, а Уэствуд (Westwood) — относительно насекомых, что в более крупных родах размеры различия между видами нередко крайне малы. Я пытался подвергнуть их вывод численной проверке посредством вывода средних величин, и в пределах моих очень несовершенных результатов это правило подтвердилось. Я обращался и к нескольким проницательным и опытным наблюдателям, и после внимательного обсуждения дела они согласились с этим выводом. Следовательно, в этом отношении виды более крупных родов более походят на разновидности, чем виды меньших родов. Или, другими словами, в более крупных родах, в которых образование разновидностей, или зарождающихся видов, выражается числом выше среднего и продолжается и сейчас, многие уже сложившиеся виды в известной мере напоминают еще разновидности, так как размеры различия между ними менее обычных.

Сверх того, виды более крупных родов связаны друг с другом так же, как связаны друг с другом разновидности одного вида. Ни один натуралист не станет утверждать, что все виды одного рода одинаково различаются между собой; напротив, их обычно можно подразделить на подроды или другие более мелкие группы. Как совершенно верно замечает Фрис, маленькие группы видов обычно группируются как спутники вокруг других видов. А что такое разновидности, как не группы форм, неодинаково связанных между собою и скученных вокруг определенных форм — их родительских видов. Без сомнения, существует одно весьма важное отличие разновидностей от видов, а именно: размеры различия между разновидностями как при сравнении их между собой, так и с родительским видом гораздо менее значительны, чем различия между видами одного рода. Но когда будет речь о том, что я называю принципом Дивергенции Признака, мы увидим, чем это может объясняться и как малые различия между разновидностями склонны разрастись в более значительные различия между видами.

Еще одно соображение заслуживает внимания. Разновидности обычно имеют очень ограниченные ареалы; это положение в сущности не более как трюизм, так как в случае, если бы оказалось, что разновидность имеет более широкое распространение, чем ее предполагаемый родительский вид, то они поменялись бы названиями. Но есть повод думать, что виды, очень близкие к другим видам и в этом сходные с разновидностями, часто имеют очень ограниченное распространение. Так, например, м-р Г. Ч. Уотсон отметил для меня в прекрасно составленном Лондонском каталоге растений (4-е издание) 63 растения, которые признаются там как виды, но которые, по его мнению, так близки к другим видам, что возбуждают сомнения относительно своего ранга; эти 63 сомнительных вида в средних цифрах занимают 6.9 тех провинций, на которые м-р Уотсон разделил Великобританию. В том же каталоге упоминаются 53 общепризнанные разновидности, и эти разновидности распространены в 7.7 провинциях, между тем

как виды, к которым эти разновидности относятся, распространены в 14.3 провинциях. Таким образом, общепризнанные разновидности имеют в среднем почти такое же ограниченное распространение, как и близкие между собой формы, отмеченные для меня м-ром Уотсоном как сомнительные виды, но почти всеми английскими ботаниками признаваемые за хорошие и истинные виды.

Краткий обзор

В итоге разновидности нельзя отличить от видов иначе, как, во-первых, открыв промежуточные связующие формы и, во-вторых, доказав наличие некоторого неопределенных размеров различия между ними, потому что две формы, мало между собою различающиеся, обычно признаются за разновидности, хотя бы они и не были связаны переходами; но размеры различия, признаваемые необходимыми для возведения двух форм в степень видов, не поддаются определению. В родах, содержащих число видов выше среднего для данной страны, и виды этих родов содержат число разновидностей выше среднего. В более крупных родах виды в высокой степени, но неравномерно близки друг к другу и скучены вокруг других видов. Виды, очень близкие к другим видам, имеют ограниченное распространение. Во всех этих отношениях виды более крупных родов представляют аналогию с разновидностями. И эти аналогии вполне понятны, если виды произошли таким образом, что сами были прежде разновидностями, но эти аналогии абсолютно необъяснимы, если виды представляют собой независимые друг от друга творения.

Мы видели также, что именно наиболее процветающие, или доминирующие, виды более крупных родов в пределах каждого класса образуют в среднем наибольшее количество разновидностей, а разновидности, как мы увидим далее, склонны превратиться в новые различающиеся виды. Таким образом, большие роды склонны сделаться еще больше, и во всей природе замечается, что доминирующие теперь формы жизни склонны сделаться еще более доминирующими, оставляя по себе многочисленных модифицированных и доминирующих потомков. Но путем, который будет разъяснен далее, более крупные роды склонны также разбиться на меньшие. И таким-то образом формы жизни повсюду во вселенной распадаются на группы, соподчиненные другим группам.

Глава III

БОРЬБА ЗА СУЩЕСТВОВАНИЕ[1]

Ее отношение к естественному отбору. — Термин «борьба за существование» применен в широком смысле. — Геометрическая прогрессия возрастания численности. — Быстрое увеличение численности натурализованных животных и растений. — Природа препятствий к возрастанию численности. — Универсальность конкуренции. — Действие климата. — Защита, зависящая от количества особей. — Сложность отношений между всеми животными и растениями в природе. — Борьба за жизнь наиболее упорна между особями и разновидностями одного и того же вида, нередко — и между видами одного и того же рода. — Взаимные отношения между организмами — самые важные из всех отношений.

Прежде чем приступить к предмету этой главы, я должен сделать несколько предварительных замечаний, чтобы показать, как борьба за существование связана с Естественным отбором. В предыдущей главе мы видели, что у органических существ в естественном состоянии наблюдается известная степень индивидуальной изменчивости. Я не думаю, чтобы это действительно когда-нибудь оспаривалось. Для нас несущественно, видами, подвидами или разновидностями будут называться многочисленные сомнительные формы, как например те 200 или 300 сомнительных форм растений, которые числятся в британской флоре, если существование хорошо выраженных разновидностей всеми принимается. Но одно наличие индивидуальной изменчивости и нескольких хорошо выраженных разновидностей, хотя и необходимо как исходный факт, мало помогает нам в понимании того, каким образом виды возникают в природе. Как достигли такого совершенства изумительные адаптации одной части организации к другой и к условиям жизни или одного органического существа к другому? Мы видим эти прекрасные коадаптации особенно ясно у дятла и омелы и только несколько менее очевидно — в жалком паразите, прицепившемся к шерсти четвероногого или к перьям птицы; в строении жука, ныряющего под воду; в летучке семени, подхватываемой дуновением ветерка; словом, мы видим эти прекрасные адаптации всюду и в любой части органического мира.

Далее можно спросить, каким образом разновидности, которые я назвал зарождающимися видами, в конце концов превратились в хорошие, обособленные виды, которые в большинстве случаев различаются между собою гораздо яснее, чем разновидности одного вида? Как возникают

группы видов, которые образуют то, что мы называем обособленными родами, и которые отличаются друг от друга более, чем виды одного рода? Все эти последствия, как мы увидим более подробно в следующей главе, вытекают из борьбы за жизнь. Благодаря этой борьбе вариации, сколь угодно слабые и происходящие от какой угодно причины, если только они сколько-нибудь полезны для особей данного вида в их бесконечно сложных отношениях к другим органическим существам и физическим условиям их жизни, будут способствовать сохранению таких особей и обычно унаследуются их потомством. Так же и потомки их будут иметь более шансов выжить, так как из периодически нарождающихся многих особей любого вида может выжить только незначительное число. Этот принцип, в силу которого каждая слабая вариация сохраняется, если она полезна, я назвал термином «Естественный отбор», для того чтобы указать этим на его отношение к отбору, производимому человеком. Но выражение, часто употребляемое м-ром Хербертом Спенсером — «Переживание наиболее приспособленного», более точно, а иногда и одинаково удобно.[2] Мы видели, что посредством отбора человек достигает великих результатов и может приспособлять органические существа на пользу самому себе через кумуляцию незначительных, но полезных вариаций, доставляемых ему рукой Природы. Но Естественный отбор, как мы увидим дальше, — сила, постоянно готовая действовать и столь же неизмеримо превосходящая слабые усилия человека, как произведения Природы превосходят произведения Искусства.

Мы обсудим теперь несколько подробнее борьбу за существование. В моем будущем труде этот вопрос будет обсужден более подробно, как он того и заслуживает. Старший Декандоль и Лайелль обстоятельно и философски доказали, что все органические существа подвергаются суровой конкуренции. По отношению к растениям никто не обсуждал этого вопроса с большей живостью и умением, чем У. Херберт (W. Herbert), Декан манчестерский, очевидно, благодаря его обширным садоводческим знаниям. Нет ничего легче, как признать на словах истинность всеобщей борьбы за жизнь, и нет ничего труднее, по крайней мере я нахожу это, как не упускать никогда из виду этого заключения. И все же, пока оно не укоренится в нашем уме, вся экономия природы, со всеми явлениями распространения, редкости, изобилия, вымирания и вариации, будет представляться нам как бы в тумане или будет совершенно неверно нами понята. Лик природы представляется нам радостным, мы часто видим избыток пищи; мы не видим или забываем, что птицы, которые беззаботно распевают вокруг нас, по большей части питаются насекомыми и семенами и, таким образом, постоянно истребляют жизнь; мы забываем, как эти певцы или их яйца и птенцы в свою очередь пожираются хищными птицами и зверями; мы часто забываем, что если в известное время пища имеется в изобилии, то нельзя сказать того же о каждом годе и каждом времени года.

Термин «борьба за существование» употреблен в широком смысле

Я должен предупредить, что применяю этот термин в широком и метафорическом смысле, включая сюда зависимость одного существа от другого, а также включая (что еще важнее) не только жизнь особи, но и успех в оставлении потомства. Про двух животных из рода Canis можно совершенно верно сказать, что они во время голода борются друг с другом за пищу и жизнь. Но также говорят, что растение на окраине пустыни ведет борьбу за жизнь против засухи, хотя правильнее было бы сказать, что оно зависит от влажности. Про растение, ежегодно производящее тысячу семян, из которых в среднем достигает зрелости лишь одно, вернее можно сказать, что оно борется с однородными и другими растениями, которые уже покрывают почву. Омела зависит от яблони и еще нескольких деревьев, но было бы натяжкой говорить о ее борьбе с ними, потому что если слишком много этих паразитов вырастет на одном дереве, оно захиреет и погибнет. Но правильнее будет сказать, что несколько сеянок омелы, густо растущих на одной и той же ветви, ведут борьбу друг с другом. Так как омела рассевается птицами, ее существование зависит от них, и, выражаясь метафорически, можно сказать, что она борется с другими растениями, приносящими плоды, тем, что привлекает птиц пожирать ее плоды и таким путем разносить ее семена. В этих различных смыслах, переходящих одно в другое, я ради удобства употребляю общий термин «Борьба за существование».

Геометрическая прогрессия возрастания численности

Борьба за существование неизбежно вытекает из большой скорости, с которой все органические существа имеют тенденцию увеличить свою численность. Каждое существо, в течение своей жизни производящее несколько яиц или семян, должно подвергаться уничтожению в каком-нибудь возрасте своей жизни, в какое-нибудь время года или, наконец, в определенные годы, иначе в силу принципа возрастания в геометрической прогрессии численность его быстро достигла бы таких огромных размеров, что ни одна страна не могла бы вместить его потомство. Поэтому, так как производится более особей, чем может выжить, в каждом случае должна вестись борьба за существование либо между особями того же вида, либо между особями различных видов, либо с физическими условиями жизни. Это — учение Мальтуса (Malthus), с еще большей силой примененное ко всему животному и растительному миру, так как здесь невозможно ни искусственное увеличение пищи, ни благоразумное воздержание от брака. Хотя в настоящее время численность некоторых видов и может увеличиваться более или менее быстро, но для всех видов это невозможно, так как земля не вместила бы их.

Нет ни одного исключения из правила, по которому любое органическое существо численно возрастает естественным путем с такой большой ско-

ростью, что, не подвергайся оно истреблению, потомство одной пары очень скоро заняло бы всю землю. Даже медленно размножающийся человек за 25 лет удваивается в числе, и при такой скорости менее чем через тысячу лет для его потомства буквально не хватило бы площади, чтобы уместиться стоя. Линней высчитал, что если бы какое-нибудь однолетнее растение производило только по два семени — а не существует растения с такой слабой производительностью — и их сеянцы произвели бы в ближайший год по два семени и так далее, то через 20 лет было бы миллион растений. Считается, что из всех известных животных наименьшая воспроизводительная способность у слона, и я старался вычислить вероятную минимальную скорость естественного возрастания его численности; он начинает плодиться, всего вероятнее, в 13-летнем возрасте и плодится до 90 лет, принося за это время не более шести детенышей, а живет до ста лет; если это так, то по истечении 740—750 лет от одной пары получилось бы около 19 миллионов живых слонов.

Но мы имеем доказательства более убедительные, чем эти теоретические расчеты, именно многочисленные известные случаи поразительно быстрого увеличения численности многих животных в природе, если условия были благоприятны для них в течение двух или трех последовательных лет. Еще поразительнее факты, касающиеся одичания некоторых наших домашних животных в различных странах света; если бы указания на скорость возрастания численности столь медленно плодящихся рогатого скота и лошадей в Южной Америке и позднее в Австралии не были бы тщательно подтверждены, то они представлялись бы невероятными. Так же обстоит дело и с растениями; можно было бы привести примеры ввезенных растений, сделавшихся обычными на всем протяжении некоторых островов в период менее десяти лет. Некоторые растения, как например артишок и высокий чертополох, которые в настоящее время стали самыми обычными растениями обширных равнин Ла-Платы и покрывают целые квадратные мили, вытеснив почти всю остальную растительность, ввезены из Европы; другие растения, распространенные в настоящее время, как мне сообщил д-р Фолконер (Falconer), в Индии от м. Кумари до Гималайских гор, ввезены из Америки после ее открытия. В этих случаях, а их можно было бы привести бесконечное число, никто не будет предполагать, что плодовитость животных или растений внезапно и временно возросла в значительной степени. Очевидное объяснение заключается в том, что жизненные условия были крайне благоприятны и вследствие этого старые и молодые особи менее подвергались истреблению, так что почти все молодые особи получили возможность размножаться. Геометрическая прогрессия увеличения численности, результаты которой всегда нас поражают, очень просто объясняет необыкновенно быстрое возрастание их численности и широкое расселение на их новой родине.

В своем естественном состоянии почти каждое взрослое растение ежегодно приносит семена, а среди животных найдется немного таких, которые не спариваются ежегодно. Отсюда мы с уверенностью можем утверждать, что все растения и животные имеют тенденцию численно возрасти в геометрической прогрессии, что они быстро заполнили бы все стации, в кото-

рых могут так или иначе существовать, и что эта тенденция к увеличению численности в геометрической прогрессии может быть сдержана истреблением в каком-нибудь периоде жизни. Наше близкое знакомство с крупными домашними животными, я полагаю, может ввести нас в заблуждение: мы не видим, чтобы они подвергались значительному истреблению, но мы при этом забываем, что тысячи ежегодно идут на убой в пищу и что в естественном состоянии такое же число устранялось бы так или иначе.

Единственное различие между организмами, производящими ежегодно тысячи яиц или семян, и теми, которые производят их очень мало, заключается в том, что медленно размножающиеся потребуют несколько лет более для заселения при благоприятных условиях целой области любой величины. Кондор несет пару яиц, а страус — двадцать, и тем не менее в одной и той же стране из них двоих кондор, быть может, многочисленнее; буревестник несет всего одно яйцо, и, однако, полагают, что это самая многочисленная птица на земле. Одна муха кладет сотни яиц, а другая, как например Hippobosca, только одно, но это различие не определяет числа особей каждого вида в какой-либо области. Многочисленность яиц имеет известное значение для тех видов, которые зависят от колеблющегося количества пищи, так как позволяет им быстро возрастать в числе. Но подлинное значение многочисленности яиц или семян заключается в том, чтобы покрывать значительную их убыль в тот или иной период жизни, а этот период в бо́льшей части случаев бывает очень ранний. Если животное может каким-нибудь образом уберечь снесенные им яйца или детенышей, то даже при небольшом числе нарождающихся может поддерживаться средняя численность; но когда яйца или детеныши в большом числе подвергаются истреблению, много должно и нарождаться, иначе вид этот вымрет. Нормальная численность какого-нибудь дерева, живущего в среднем тысячу лет, могла бы поддерживаться, если бы оно приносило по одному только семени в тысячу лет, предполагая, что это семя не подверглось истреблению и ему обеспечено прорастание в удобном месте. Значит, во всяком случае среднее число какого-либо животного или растения зависит только косвенно от числа яиц или семян.

Вглядываясь в природу, мы никогда не должны упуска́ть из виду изложенные выше соображения; мы не должны забывать, что каждое единичное органическое существо, можно сказать, напрягает свои силы, чтобы максимально увеличить свою численность; что каждое из них живет, выдерживая борьбу в каком-нибудь возрасте своей жизни; что жесткое истребление неизбежно обрушивается на старого или молодого в каждом поколении или через повторяющиеся промежутки. Облегчите то или иное препятствие, смягчите хотя незначительно истребление, и численность вида почти моментально возрастет до любых размеров.

Природа препятствий к возрастанию численности

Причины, сдерживающие естественную тенденцию каждого вида к повышению численности, крайне темны. Взгляните на самый могучий вид; насколько он кишит своими многочисленными представителями, настолько

же он склонен к дальнейшему увеличению численности. Ни в одном случае мы точно не знаем, каковы препятствия к этому. И это нисколько не удивительно, если подумать, как мало нам известно в этом направлении даже по отношению к человеку, которого мы знаем лучше, чем всякое другое животное. Этот вопрос о препятствиях к росту численности был хорошо обработан несколькими писателями, и в будущем моем труде я надеюсь рассмотреть его более подробно, особенно по отношению к диким животным Южной Америки. Здесь я ограничусь несколькими замечаниями, для того только чтобы привлечь внимание читателя к некоторым важнейшим особенностям. Яйца или очень молодые животные, по-видимому, вообще страдают более всего, но не всегда. У растений наблюдается уничтожение громадного количества семян, но на основании некоторых сделанных мною наблюдений оказывается, что сеянцы чаще всего страдают от того, что проросли на почве, уже густо заросшей другими растениями. Сеянцы истребляются также в большом количестве различными врагами; так, например, на клочке земли в три фута длиной и два шириной, вскопанном и расчищенном, где появлявшиеся растения не могли быть заглушены другими, я сосчитал все всходы наших сорных трав, и оказалось, что из 357 взошедших не менее чем 295 были истреблены главным образом слизняками и насекомыми. Если лужайка, которая постоянно подстригается, или луг, который тщательно общипывается четвероногими животными, отрастут, то более сильные растения постепенно подавят растения более слабые, хотя и вполне развившиеся; так, например, из 20 видов, растущих на небольшом участке скошенного луга (три фута на четыре), девять погибли, другие же виды получили возможность свободно созревать.

Количество пищи для каждого вида, конечно, определяет крайний предел возрастания его численности: но очень часто средняя численность вида определяется не добываемой им пищей, а тем, что он служит добычей другим животным. Так, едва ли подлежит сомнению, что количество куропаток, тетеревов и зайцев в пределах любого большого имения зависит главным образом от их истребления мелкими хищниками. Если бы в течение последних 20 лет в Англии дичь вовсе не отстреливалась, но в то же время не истреблялись бы и мелкие хищники, то оказалось бы, по всей вероятности, менее дичи, чем в настоящее время, несмотря на то что теперь ежегодно отстреливают сотни тысяч голов этой дичи. С другой стороны, в некоторых случаях, как например со слоном, ни одна особь не уничтожается хищниками: даже индийский тигр только очень редко отваживается нападать на слоненка, охраняемого самкой.

Климат играет важную роль в определении средней численности видов, и периоды очень низкой температуры или засухи, по-видимому, являются наиболее эффективными из всех препятствий. Я определил (главным образом по резкому уменьшению числа гнезд весной), что зима 1854—1855 годов уничтожила четыре пятых птиц в моем имении, и это поистине страшное истребление, если только вспомнить, что смертность в 10 % считается необыкновенно жестокой при эпидемиях среди людей. Действие климата на первых порах может показаться совершенно независимым

от борьбы за существование; но поскольку климат уменьшает количество пищи, он вызывает самую жестокую борьбу между особями, все равно одного и того же или различных видов, питающимися одной и той же пищей. Даже в тех случаях, когда климатические условия, как например сильный холод, действуют непосредственно, наиболее страдают слабые особи или те, которые добыли себе на протяжении зимы меньше пищи. Передвигаясь с юга на север или из влажной страны в сухую, мы неизменно замечаем, что некоторые виды постепенно все редеют и, наконец, исчезают; так как перемена климата бросается в глаза, то мы склонны приписать все явление его непосредственному действию. Но это ложный взгляд; мы забываем, что каждый вид, даже в местах наибольшего его изобилия, в какой-нибудь период своего существования постоянно подвергается громадному истреблению врагами или конкурентами за то же место и пищу; если же эти враги или конкуренты при слабых переменах в климате будут обладать каким-нибудь преимуществом в области, уже переполненной обитателями, то численность других видов должна убывать. Если мы, путешествуя на юг, встречаемся с видом, численно убывающим, мы можем быть уверены, что причина скрыта в том, что условия столь же благоприятствуют другим видам, сколько они вредят первому. То же мы наблюдаем, направляясь на север, хотя в несколько меньшей степени, так как по направлению к северу число видов вообще, а следовательно, и конкурирующих убывает. Отсюда, подвигаясь на север или подымаясь в горы, мы чаще встречаем малорослые формы, обусловленные непосредственно вредным воздействием климата, чем подвигаясь к югу или спускаясь с горы. Когда же мы достигаем полярных стран, или снеговых вершин, или настоящей пустыни, то здесь борьба за жизнь ведется почти исключительно со стихиями.

Что климат действует главным образом косвенно, благоприятствуя другим видам, мы ясно видим из того громадного числа растений, которые превосходно выносят климат в наших садах, но которые никогда не натурализуются, так как не могут конкурировать с нашими местными растениями или противостоять истреблению их нашими местными животными.

Когда какой-нибудь вид, в силу особенно благоприятных обстоятельств, несоразмерно возрастет в числе на небольшой территории, часто возникают эпизоотии, по крайней мере это обычно случается с дичью в наших лесах; здесь мы имеем лимитирующее препятствие для роста численности, независимое от борьбы за жизнь. Но даже некоторые из так называемых эпизоотий обусловлены паразитическими червями, которые по какой-то причине, отчасти, может быть, вследствие легкости распространения среди животных, оказались в особенно благоприятном положении; и здесь возникает некоторого рода борьба между паразитом и его жертвой.

С другой стороны, во многих случаях значительное число особей одного и того же вида сравнительно с числом его врагов представляет абсолютно необходимое условие для его сохранения. Таким образом, мы можем легко собирать на наших полях в изобилии хлебные зерна или семена рапса и т. д., потому что эти семена имеются в большом избытке по сравнению с числом птиц, которые ими кормятся, а с другой стороны,

и птицы, хотя они и находят единственно в это время года пищу в изобилии, не могут возрастать в числе пропорционально запасу семян, так как увеличение их численности задерживается зимой; но всякий, кто пробовал, знает, как трудно собрать семена с нескольких экземпляров пшеницы или какого другого растения в саду; я в таких случаях терял семена до одного. Этот взгляд о необходимости большого числа особей одного и того же вида для его сохранения объясняет, мне кажется, некоторые своеобразные явления в природе: как, например, очень редкие растения иногда чрезвычайно изобилуют в немногих местах, где они существуют; также социальные растения остаются социальными, т. е. встречаются массами даже на границах своего распространения. В таких случаях мы должны допустить, что растение могло существовать только там, где условия его жизни были настолько благоприятны, что многочисленные особи могли совместно обитать, а это спасало сам вид от полного уничтожения. Я добавил бы, что во многих подобных случаях вступали в действие благоприятные последствия перекрестного оплодотворения и болезненные последствия близкого скрещивания; но не стану распространяться здесь по этому вопросу.

Сложные отношения всех животных и растений друг к другу в борьбе за существование

Известно много случаев, показывающих, как сложны и неожиданны препятствия и отношения между органическими существами, которые должны бороться одновременно в одной и той же стране. Приведу только один пример, хотя и простой, но очень меня заинтересовавший. В Стаффордшире, в имении одного моего родственника, где я располагал всеми удобствами для исследования, находилась обширная и крайне бесплодная вересковая равнина, которой никогда не касалась рука человека; но несколько сотен акров той же равнины 25 лет назад были огорожены и засажены шотландской сосной. Перемена в природной растительности засаженной части равнины была замечательна и превышала ту, которая обычно наблюдается при переходе с одной почвы на совсем иную; не только относительное число растений вересковой формации совершенно изменилось, но в посадке процветало 12 новых видов (не считая злаков и осок), не встречающихся на вересковой равнине. Но последствие для насекомых было еще большим, так как в сосновой посадке стали обычными шесть видов насекомоядных птиц, не встречавшихся на вересковой равнине, где водилось два или три вида этих птиц. Мы видим, как велики были последствия от интродукции одного только дерева, ведь все ограничилось только огораживанием для защиты от потравы скотом. Но какую важную роль играет огораживание, я мог легко убедиться близ Фарнама, в Серрее. Там встречаются обширные вересковые равнины с небольшими группами старых шотландских сосен на редко разбросанных холмах; за последнее десятилетие большие пространства были огорожены, и самосевная сосна взошла в такой густоте, что сама себя глушит. Когда я узнал с достовер-

ностью, что эти молодые деревца не были ни посеяны, ни посажены, я был так удивлен их многочисленностью, что всходил на некоторые возвышенные места, с которых мог видеть сотни акров неогороженной равнины, и не видел буквально ни одного дерева, за исключением групп старых посаженных сосен. Но, взглянув между стеблями вереска, я нашел множество сеянцев и маленьких деревцев, постоянно подвергавшихся потраве скотом. На одном квадратном ярде, на расстоянии каких-нибудь ста ярдов от одной из групп старых деревьев, я насчитал 32 деревца; одно из них, с 26 годичными кольцами, в течение многих лет пыталось поднять свою вершину над вереском и терпело неудачу. Неудивительно, что, как только землю огородили, она густо покрылась сильно разросшейся молодой сосной. И, однако, эти вересковые равнины были так обширны и так бесплодны, что никто никогда не представил бы себе, что скот мог так внимательно и целеустремленно отыскивать ее в качестве пищи. Мы видим здесь, что скот всецело определяет существование шотландской сосны; но в некоторых частях света существование скота обусловливается насекомыми. Пожалуй, Парагвай представляет самый разительный пример этого: в нем не одичали ни лошади, ни рогатый скот, ни собаки, хотя южнее и севернее его они кишат в диком состоянии. Азара (Azara) и Ренгер (Rengger) показали, что это зависит от встречающейся в Парагвае в громадных количествах известной мухи, кладущей свои яйца в пупки новорожденных животных. Дальнейшее возрастание численности этой мухи, как она ни многочисленна, должно обычно сдерживаться каким бы то ни было образом, вероятно, другими паразитическими насекомыми. Отсюда, если бы количество некоторых насекомоядных птиц убавилось в Парагвае, количество паразитических насекомых, вероятно, увеличилось бы, а это уменьшило бы число мух, кладущих яйца в пупки; тогда рогатый скот и лошади могли бы одичать, а это несомненно сильно изменило бы (как я действительно наблюдал в некоторых частях Южной Америки) растительность; это в свою очередь сильно воздействовало на насекомых, что опять-таки, как мы только что видели в Стаффордшире, повлияло бы на насекомоядных птиц — и так далее, все возрастающими по сложности кругами. В природе отношения никогда не будут так просты. Столкновения за столкновениями непрерывно повторяются с переменным успехом, и, однако, в конце концов силы так тонко уравновешены, что облик природы в течение долгих периодов остается однообразным, хотя какая-нибудь мелочь несомненно дает победу одному органическому существу над другими. И тем не менее так глубоко наше невежество и так велика самонадеянность, что мы удивляемся, когда слышим о вымирании какого-нибудь органического существа и, не видя тому причины, взываем к катаклизмам, чтобы опустошить землю, или сочиняем законы продолжительности существования жизненных форм!

Не могу не привести еще один пример, показывающий, как растения и животные, удаленные друг от друга в органической лестнице, совместно связаны сетью сложных отношений. Я буду иметь случай показать, что экзотическая Lobelia fulgens в моем саду никогда не посещается насекомыми и потому, вследствие ее особого строения, никогда не приносит се-

мян. Почти все наши орхидеи, безусловно, нуждаются в посещениях насекомыми, переносящими их пыльцевые комочки и таким образом их опыляющими. На основании произведенных опытов я убедился, что шмели почти необходимы для опыления анютиных глазок (Viola tricolor), так как другие пчелы их не посещают.

[3] Я нашел также, что посещение пчелами необходимо для оплодотворения некоторых видов клевера; так, например, 20 головок клевера ползучего (Trifolium repens) дали 2290 семян, а 20 других головок, защищенных от пчел, не дали ни одного. В другом опыте 100 головок красного клевера (T. pratense) дали 2700 семян, а такое же количество огражденных — ни одного. Только шмели посещают красный клевер, так как другие пчелы не могут дотянуться до его нектара. Высказывалось предположение, что клевера могут оплодотворяться при содействии молей; но я сомневаюсь, могли ли бы они выполнить это по отношению к красному клеверу: вес их тела недостаточен, чтобы они могли надавливать на боковые лепестки этого цветка. Отсюда мы вправе с большой вероятностью заключить, что если бы весь род шмелей вымер или стал бы очень редок в Англии, то и анютины глазки, и красный клевер стали бы также очень редки или совсем исчезли. Число шмелей в какой-нибудь стране зависит в значительной мере от численности полевых мышей, истребляющих их соты и гнезда; полковник Ньюман (Newman), долго изучавший жизнь шмелей, полагает, что «более двух третей их погибает в Англии этим путем». Но число мышей, как всякий знает, в значительной степени зависит от количества кошек, и полковник Ньюман говорит: «Вблизи деревень и маленьких городов я встречал гнезда шмелей в большем количестве, чем в других местах, и приписываю это численности кошек, уничтожающих мышей». Отсюда становится вполне вероятным, что присутствие большого числа животных из группы кошачьих в известной местности может определять через посредство, во-первых, мышей, а затем шмелей изобилие в этой местности некоторых цветковых растений.[3]

Что касается любого вида, в действие вступают, вероятно, многие различные препятствия, они действуют в различные возрасты, в различные времена года или в различные годы; одно какое-нибудь препятствие или небольшое их число может оказаться наиважнейшим; тем не менее только сочетание всех их определяет среднюю численность или даже существование вида. В некоторых случаях можно показать, что совершенно различные препятствия воздействуют на один и тот же вид в различных областях. Когда мы глядим на травы и кустарники, покрывающие густо поросший берег, мы склонны видовой состав и относительную численность приписать так называемому случаю. Но как превратно это мнение! Всякий, конечно, слыхал, что когда в Америке вырубают лес, возникает совершенно иная растительность; но замечено, что древние индейские развалины на юге Соединенных Штатов Америки, которые, вероятно, были когда-то очищены от деревьев, теперь представляют то же великолепное разнообразие и то же численное отношение, как и в окружающем девственном лесу. Какая борьба должна была происходить в течение веков между различного рода деревьями, рассеивавшими свои семена ежегодно

тысячами, какая борьба между насекомыми, а также улитками и другими животными с птицами и хищниками; все они напрягают силы, чтобы увеличить свою численность, одни животные питаются другими или деревьями, их семенами или другими растениями, которые первоначально покрывали почву и препятствовали росту деревьев! Бросьте на воздух горсть перьев, и все они упадут на землю согласно определенным законам; но как просто установить, где упадет каждое перышко, по сравнению с проблемой действия и противодействия бесчисленных растений и животных, которые на протяжении веков определили относительные количества и состав древесной растительности в настоящее время на древних индейских развалинах!

Зависимость одного органического существа от другого, как например паразита от его жертвы, обычно связывает между собою существа, отстоящие далеко одно от другого на ступенях органической лестницы. То же относится и к организмам, которые, строго говоря, борются друг с другом за существование, как например саранча и травоядные четвероногие. Но борьба почти неизменно будет наиболее ожесточенной между особями одного и того же вида, так как они обитают в одной местности, нуждаются в одинаковой пище и подвергаются одинаковым опасностям. Между разновидностями одного вида борьба вообще будет почти так же обострена, и мы видим иногда, что исход ее определяется весьма быстро; так, например, если несколько разновидностей пшеницы будут посеяны вместе и смешанные семена вновь высеяны, то некоторые из разновидностей, более соответствующие почве и климату или от природы более фертильные, победят других, дадут более семян и, следовательно, в несколько лет вытеснят остальных. Для поддержания в постоянном отношении смеси даже таких близких между собою разновидностей, как душистый горошек различных колеров, их семена необходимо собирать отдельно и смешивать в надлежащей пропорции, иначе более слабые разновидности будут постепенно численно убывать и исчезнут. Также и с разновидностями овцы: утверждают, что одни разновидности горных овец могут уморить голодом другие, так что их нельзя держать вместе. Тот же результат был установлен и при содержании вместе разных разновидностей медицинской пиявки. Можно даже сомневаться, обладают ли разновидности какого-либо из наших домашних растений или животных настолько одинаковыми силами, привычками и конституцией, чтобы первоначальные отношения в смешанном стаде (при устранении скрещивания) могли быть сохранены на протяжении полудюжины поколений, если допустить взаимную борьбу между ними в той же манере, как и между существами в естественных условиях, и если бы их семена или их молодь не сохранялись ежегодно в надлежащей пропорции.

Борьба за жизнь наиболее упорна между особями и разновидностями одного и того же вида

Так как виды одного рода обычно, хотя и не всегда, сходны в своих привычках и конституции и всегда сходны по строению, то, вообще говоря, борьба между ними, если только они вступают в конкуренцию друг с другом, будет более жестокой, чем между видами различных родов. Это видно, например, в недавнем распространении в некоторых частях Соединенных Штатов одного вида ласточки, вызвавшем сокращение численности другого вида. Недавнее размножение в некоторых частях Шотландии одного вида дрозда — дерябы — вызвало уменьшение численности другого вида — певчего дрозда. Как часто приходится слышать, что один вид крысы замещает другой при самых разнообразных климатических условиях! В России маленький азиатский таракан повсеместно вытесняет своего крупного сородича. В Австралии ввезенная в страну обыкновенная пчела быстро искоренила маленькую, лишенную жала туземную пчелу. Один вид полевой горчицы вытесняет другой, и так же и в других случаях. Мы смутно понимаем, почему конкуренция должна быть наиболее упорна между близкими формами, занимающими почти то же место в экономии природы; но, по всей вероятности, ни в одном случае мы не могли бы с точностью определить, почему именно один вид оказался победителем над другим в великой баталии жизни.

Из приведенных замечаний может быть сделан весьма важный вывод, а именно, что строение каждого органического существа неотделимо, хотя иногда и скрытым образом связано со строением всех других органических существ, с которыми оно конкурирует за пищу или местообитание, которыми оно питается или от которых оно спасается. Это также очевидно обнаруживается как в зубах и когтях тигра, так и в конечностях с коготками паразита, цепляющегося за шерсть этого тигра. Но в прекрасно опушенном семени одуванчика и в сплюснутой и окаймленной ножке водяного жука с первого взгляда усматривается только отношение к стихиям воздуха и воды. И, однако, преимущество семян с летучкой, очевидно, находится в тесном соотношении с густотой заселения страны другими растениями, так что семена могут далеко разноситься и попадать на незанятую почву. У водяного жука строение ножек, так хорошо адаптированных к нырянию, позволяет ему конкурировать с другими водными насекомыми, охотиться за своей добычей и не служить самому добычей других животных.

Запас пищи, накопленный в семенах многих растений, с первого взгляда не имеет никакого отношения к другим растениям. Но по быстрому росту молодых растеньиц, появляющихся из семян гороха и бобов, когда они посеяны среди высокой травы, можно предположить, что главное значение запасов пищи в семени в том, чтобы способствовать росту сеянцев, пока они вынуждены бороться с другими растениями, мощно развивающимися вокруг.

Посмотрите на растение в середине области его распространения: почему бы ему не удвоить, не учетверить свою численность? Мы знаем, что

оно может превосходно выдержать несколько большие жар или холод, сухость или влажность, так как в других местах оно распространяется в области слегка более теплой или холодной, более влажной или сухой. В этом случае мы ясно видим, что если бы мы желали мысленно предоставить растению возможность численно увеличиться, мы должны были бы наделить его какими-нибудь преимуществами перед его конкурентами или животными, от которых оно страдает. На границах его географического распространения изменение в конституции по отношению к климату было бы очевидным преимуществом для нашего растения; но мы имеем основание полагать, что только очень немногие растения или животные распространены настолько, что гибнут исключительно от суровости климата. Только на крайних границах жизни, в полярных ли странах или на окраине настоящей пустыни, конкуренция прекращается. Земля может быть крайне холодной или безводной, и тем не менее между небольшим числом видов или между особями одного и того же вида будет происходить конкуренция за самое теплое или за самое влажное местечко.

Отсюда мы усматриваем, что когда растение или животное очутится в новой стране, среди новых конкурентов, в его жизненных условиях произойдут вообще существенные перемены, хотя бы климат оставался совершенно таким же, как на его прежней родине. Для того чтобы его средняя численность возросла на его новой родине, мы должны модифицировать его совершенно иначе, чем в его родной стране, потому что должны предоставить ему какое-нибудь преимущество над совершенно иными конкурентами или врагами.

Полезно попытаться в воображении снабдить какой-нибудь вид преимуществом перед другим. По всей вероятности, ни в одном случае мы не знали бы, что надо сделать. Это должно нас убедить в полном нашем неведении касательно взаимных отношений между всеми органическими существами; это убеждение столь же необходимое, как и трудно приобретаемое. Все, что мы можем сделать, — это никогда не упускать из вида, что каждое органическое существо напрягает силы для увеличения численности в геометрической прогрессии; что каждое из них в каком-нибудь периоде их жизни, в какое-нибудь время года, в каждом поколении или с перерывами вынуждено бороться за жизнь и испытывать значительное истребление. Размышляя об этой борьбе, мы можем утешать себя уверенностью, что эти столкновения в природе имеют свои перерывы, что при этом не испытывается никакого страха, что смерть обыкновенно разит быстро и что сильные, здоровые и счастливые выживают и множатся.

Глава IV

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР, ИЛИ ВЫЖИВАНИЕ НАИБОЛЕЕ ПРИСПОСОБЛЕННОГО[1]

Естественный отбор; его сила в сравнении с отбором, производимым человеком; его способность воздействовать на самые незначительные признаки; его способность воздействовать на все возрасты и на оба пола. — Половой отбор. — Об универсальности скрещивания между особями одного вида. — Обстоятельства, благоприятные и неблагоприятные для результатов Естественного отбора, а именно скрещивание, изоляция и численность особей. — Медленность действия. — Вымирание, вызванное Естественным отбором. — Дивергенция признака, связанная с многообразием обитателей ограниченной области и с натурализацией. — Действие Естественного отбора на потомков, происходящих от общего родителя, посредством Дивергенции Признака и Вымирания. — Объяснение группировки всех органических существ. [2]— Повышение организации. — Сохранение низших форм. — Конвергенция признака. — Неограниченное увеличение числа видов. — Краткий обзор.[2]

Каким образом борьба за существование, кратко рассмотренная в предыдущей главе, действует по отношению к вариации? Может ли принцип отбора, столь могущественный, как мы видели, в руках человека, быть применим к природе? Я полагаю, мы увидим, что он может действовать весьма эффективно. Вспомним бесчисленные незначительные вариации и индивидуальные различия, встречающиеся у наших домашних форм и в меньшей степени — у органических форм в естественных условиях, а также как сильна склонность к наследованию. При доместикации организация, можно сказать, становится до известной степени пластичной. [3]Но эта вариабельность, с которой мы встречаемся почти у всех наших домашних форм, не создана, как справедливо заметили Хукер и Эйса Грей, непосредственно человеком; он не может ни вызвать новые разновидности, ни предотвратить их возникновение; он может только сохранять и кумулировать те из них, которые появляются сами собой. Без всякого намерения он подвергает органические существа новым и меняющимся условиям жизни, и за этим следует изменчивость; но сходные перемены в условиях возможны и действительно происходят в природе.[3] Не следует также упускать из виду, как бесконечно сложны и как тесно переплетены взаимные отношения всех органических существ друг с другом и с физическими условиями жизни, а отсюда понятно, как бесконечно разнообразны те различия в строении, которые могут оказаться полезными всякому существу при меняющихся условиях жизни. Мы видим, что полезные для человека ва-

риации несомненно появлялись; можно ли в таком случае считать невероятным, что другие вариации, полезные в каком-нибудь отношении для каждого существа в великой и сложной жизненной битве, появятся в длинном ряде последовательных поколений? Но если такие вариации появляются, то (помня, что особей родится гораздо более, чем может выжить) можем ли мы сомневаться в том, что особи, обладающие хотя бы самым незначительным преимуществом перед остальными, будут иметь более шансов на выживание и продолжение своего рода? С другой стороны, мы можем быть уверены, что всякая вариация, сколько-нибудь вредная, будет беспощадно истреблена. Сохранение благоприятных индивидуальных различий и вариаций и уничтожение вредных я назвал Естественным отбором, или выживанием наиболее приспособленного. Вариации бесполезные и безвредные не подвергаются действию естественного отбора; они сохраняются как колеблющийся элемент, как это наблюдается у некоторых полиморфных видов, либо же, в конце концов, закрепляются в зависимости от природы организма и свойств окружающих условий.

[4]Некоторые писатели или превратно поняли термин «Естественный отбор» или прямо возражали против него. Иные даже вообразили, будто естественный отбор вызывает изменчивость, между тем как он предполагает только сохранение таких вариаций, которые возникают и полезны существу при его жизненных условиях. Никто не возражает сельским хозяевам, говорящим о могущественных результатах отбора, производимого человеком, но и в этом случае непременно должны сначала появиться представляемые природой индивидуальные различия, которые человек отбирает с той или другой целью. Другие возражали, что термин «отбор» предполагает сознательный выбор со стороны животных, испытывающих модификацию; доходили даже до того, что отрицали применимость отбора к растениям, так как они лишены воли! В буквальном смысле слова «естественный отбор», без сомнения, неправильный термин; но кто же когда-нибудь возражал против употребления химиками выражения «избирательное сродство различных элементов»? И тем не менее нельзя же, строго говоря, допустить, что кислота выбирает основание, с которым предпочтительно соединяется. Говорилось также, будто я говорю об естественном отборе как о деятельной силе или божестве; но кто же возражает писателю, утверждающему, что всемирное тяготение управляет движением планет? Всякий знает, что хотят этим сказать и что подразумевается под такими метафорическими выражениями, и они почти неизбежны ради краткости речи. Точно так же трудно обойтись без олицетворения слова «Природа»; но под словом «Природа» я разумею только совокупное действие и результат многих естественных законов, а под словом «законы» — доказанную нами последовательность явлений. При ближайшем знакомстве с предметом эти поверхностные возражения будут забыты.[4]

Мы всего лучше уясним себе вероятный ход естественного отбора, взяв страну, испытывающую некоторую незначительную перемену в физических условиях, например в климате. В относительной численности ее обитателей почти немедленно произойдут перемены, а некоторые виды,

по всей вероятности, вымрут. Из того, что нам известно о тонкой и сложной форме взаимной связи между обитателями каждой страны, мы вправе заключить, что всякое изменение относительной численности одних обитателей глубоко воздействует на других обитателей независимо от перемен в самом климате. Если границы страны открыты, то новые формы несомненно проникнут в нее извне, а это также серьезно нарушит отношения между некоторыми из прежних обитателей. Вспомним сказанное ранее о том, как сильно влияние одного только введенного в страну дерева или млекопитающего. Но возьмем остров или страну, отчасти окруженную преградами, в которую новые и лучше адаптированные формы не могли бы свободно проникнуть; тогда в экономии природы оказались бы места, которые несомненно заполнились бы лучше, если бы некоторые из туземных обитателей модифицировались в каком-нибудь направлении, тогда как, будь страна открыта для иммиграции, эти места были бы заняты пришельцами. В таких случаях ничтожные модификации, в каком-либо отношении полезные для особей того или иного вида благодаря лучшему приспособлению их к измененным условиям, склонны были бы сохраниться, и естественный отбор имел бы полный простор для своего улучшающего действия.

Мы имеем хорошее основание думать, как было показано в I главе, что перемены в жизненных условиях вызывают склонность к усиленной изменчивости; в приведенных примерах в условиях происходила перемена, и это, очевидно, должно было благоприятствовать естественному отбору, увеличивая шансы появления полезных вариаций. В отсутствии их естественный отбор бессилен что-либо сделать. Не следует забывать, что термин «вариации» включает простые индивидуальные различия. Как человек может добиться значительных результатов у своих домашних животных и растений, кумулируя в каком-нибудь данном направлении индивидуальные различия, так и естественный отбор мог достигнуть того же, но несравненно легче, так как располагал гораздо более продолжительным периодом времени для своего действия. И я не думаю, что очень значительная перемена физических условий, как например климата, или очень строгая изоляция против возможной иммиграции, потребовалась бы для того, чтобы открылись новые и незанятые места, которые естественный отбор заполнил бы усовершенствованием некоторых изменяющихся обитателей. Действительно, так как все обитатели любой страны находятся во взаимной борьбе и силы их тонко уравновешены, ничтожные модификации в строении или привычках одного вида часто обеспечат ему преимущество над другими; а такого же рода дальнейшие модификации будут нередко еще более увеличивать его преимущество до тех пор, пока этот вид остается в тех же жизненных условиях и пользуется теми же способами питания и средствами защиты. Нет ни одной страны, в которой все туземные обитатели настолько совершенно адаптированы друг к другу и к физическим условиям своей жизни, чтобы ни один из них не мог быть еще лучше адаптирован или усовершенствован; это видно из того, что во всех странах туземные обитатели были до такой степени подавлены натурализованными организмами, что позволяли некоторым пришельцам прочно

завладеть страной. И так как чужеземцы в любой стране побеждали некоторых туземных обитателей, мы вполне можем заключить, что и туземцы с пользой для себя могли бы модифицироваться настолько, чтобы лучше противостоять вторжению.

Раз человек может достигать и действительно достигал великих результатов путем методического и бессознательного отбора, то чего же не может совершить естественный отбор? Человек может влиять только на наружные и видимые признаки; Природа, — если мне будет дозволено персонифицировать естественное сохранение или выживание наиболее приспособленных, — заботится о внешних признаках лишь в той мере, в какой они полезны какому-нибудь существу; она может влиять на всякий внутренний орган, на каждый оттенок конституциональной особенности, на целый жизненный механизм. Человек отбирает только ради своей пользы, Природа — только ради пользы охраняемого существа. Каждый признак, подвергшийся отбору, вполне утилизируется ею, что вытекает из самого факта отбора. Человек, напротив, держит в одной и той же стране уроженцев различных климатов; он редко заставляет избранный признак упражняться каким-либо особым, соответствующим образом; он кормит и длинноклювого и коротколювого голубя одинаковой пищей; он не придумывает особых упражнений для четвероногих с длинной спиной или с длинными ногами; он подвергает короткошёрстых и длинношёрстых овец действию одного и того же климата. Он не позволяет наиболее энергичным самцам бороться за самку. Он не подвергает всех неудовлетворительных животных беспощадному истреблению, а, напротив, оберегает, насколько это в его силах, все свои произведения в течение всех времен года. Он часто начинает свой отбор посредством некоторой полууродливой формы или, наконец, некоторой модификации, достаточно выраженной, чтобы броситься ему в глаза или явно полезной для него. В природном состоянии малейшие различия в строении или в общем складе могут нарушить тонко уравновешенные отношения в борьбе за жизнь и в силу этого сохраниться. Как мимолетны желания и усилия человека! Как кратки его дни! И, следовательно, как жалки его результаты в сравнении с теми, которые кумулировала Природа на протяжении целых геологических периодов! Можем ли мы после этого удивляться, что произведения Природы отличаются более «правильными» признаками по сравнению с произведениями человека; что они неизмеримо лучше адаптированы к бесконечно сложным условиям жизни и ясно несут на себе печать более высокого мастерства?

Выражаясь метафорически, можно сказать, что естественный отбор ежедневно и ежечасно расследует по всему свету мельчайшие вариации, отбрасывая дурные, сохраняя и слагая хорошие, работая неслышно и незаметно, *где бы и когда бы ни представился к тому случай*, над усовершенствованием каждого органического существа по отношению к условиям его жизни, органическим и неорганическим. Мы ничего не замечаем в этих медленных переменах в развитии, пока рука времени не отметит истекших веков, да и тогда наше понимание геологического прошлого несовершенно: мы замечаем только, что современные формы жизни отличаются от когда-то существовавших.

[5]Чтобы вызвать модификации в значительных размерах у какого-либо вида, однажды образовавшаяся разновидность должна снова измениться, быть может, по истечении значительного срока времени; а это значит, она должна представить индивидуальные различия в том же самом благоприятном направлении, что и раньше, и они должны снова сохраниться, и так далее, шаг за шагом. Наблюдая постоянное повторение одних и тех же индивидуальных различий, мы едва ли имели бы право считать только что сказанное недоказанным предположением. Но соответствует ли оно истине, об этом мы можем судить, только определив, насколько эта гипотеза согласуется с общими явлениями природы и объясняет их. С другой стороны, обычное мнение, что размеры возможного изменения строго количественно ограничены, точно также только простое предположение.[5]

Хотя естественный отбор может действовать только на пользу каждого существа и только через посредство этой пользы, тем не менее признаки и черты строения, которые мы склонны считать совершенно несущественными, могут подвергаться этому действию. Когда мы замечаем, что насекомые, питающиеся листьями, — зеленого цвета, а питающиеся корой — пятнисто-серые, что альпийская куропатка зимою бела, а красный тетерев окрашен под цвет вереска, мы должны допустить, что эти различия в окраске приносят пользу этим птицам и насекомым, предохраняя их от опасностей. Тетерева, если бы их не истребляли в известную пору их жизни, размножились бы в несметном числе; известно, что они жестоко страдают от хищных птиц; с другой стороны, известно, что ястреба, нападая на свою добычу, руководятся зрением, так что во многих местах Европы любителям не советуют держать белых голубей, как наиболее подверженных истреблению. Отсюда, естественный отбор может быть эффективным в возникновении соответственной окраски у различных тетеревов, а когда это достигнуто, то и в поддержании ее окраски типичной и постоянной. И не следует думать, чтобы истребление время от времени животного, особым образом окрашенного, привело бы к ничтожным последствиям; вспомним, как важно в стаде белых овец уничтожить ягненка со следами черной окраски. Мы видели, каким образом окраска свиней, питающихся «красильным корнем» в Виргинии, определяет, выживут ли они или вымрут. Ботаники считают пушок на поверхности плодов и окраску их мякоти признаками совершенно несущественными для растений; и, однако, опытный садовод Даунинг (Downing) сообщил нам, что в Соединенных Штатах плоды с гладкой кожицей страдают от жука из рода Curculio гораздо более, чем плоды с пушистой кожицей; красные сливы страдают от одного заболевания более, чем желтые; наоборот, другой болезни более подвергаются персики с желтой мякотью, чем иной окраски. Если при всевозможной помощи искусства эти слабые различия приводят к таким значительным различиям в результатах разведения некоторых разновидностей, то в естественном состоянии, где деревьям приходится бороться с другими деревьями и с множеством врагов, такие различия, конечно, весьма эффективно определят, какая разновидность должна преуспевать: с гладкой или пушистой кожицей, с желтой или красной мякотью плода.

Рассматривая многие мелкие различия между видами, которые, насколько наше неведение позволяет нам судить, кажутся совершенно несущественными, мы не должны забывать, что климат, пища и пр., без сомнения, оказали какое-то прямое действие. Необходимо также иметь в виду, что, в силу закона корреляции, когда возникают вариации одной части и они кумулируются путем естественного отбора, это сопровождается иными модификациями, нередко самого неожиданного свойства.

Мы видим, что вариации, появляющиеся при доместикации в известном периоде жизни, склонны вновь появиться у потомства в том же периоде; сюда относятся форма, размеры и вкус семян многих разновидностей наших огородных и полевых растений, стадии кокона и гусеницы различных пород шелковичного червя, яйца кур и окраска пушка у их цыплят, рога у почти взрослых особей наших овец и рогатого скота. Также и в природном состоянии естественный отбор имеет возможность действовать на органические существа и модифицировать их в каком-нибудь возрасте путем кумулирования выгодных для этого возраста вариаций и путем их унаследования в соответствующем же возрасте. Если для растения выгодно все шире и шире рассеивать свои семена при содействии ветра, то для осуществления этого результата путем естественного отбора я не вижу бóльших трудностей, чем для удлинения и усовершенствования волосков на семенах хлопчатника путем отбора, применяемого хлопководом. Естественный отбор может модифицировать и адаптировать личинку насекомого к многочисленным условиям, совершенно отличным от тех, в которых живет взрослое насекомое; а эти модификации могут коррелятивно отразиться и на взрослой форме. Точно так же и обратно: модификации у взрослых насекомых могут отразиться на строении личинки; но, во всяком случае, естественный отбор обеспечит их безвредность, потому что в противном случае обладающий ими вид подвергнется вымиранию.

Естественный отбор будет модифицировать строение детёнышей сравнительно с родителями и родителей сравнительно с детёнышами. У «общественных» животных он будет адаптировать строение каждой особи к потребностям всей общины, если изменение, вызванное отбором, полезно для общины. Чего не может естественный отбор — это модифицировать строение какого-нибудь вида без всякой пользы для него самого, но на пользу другому виду; и хотя утверждения о таких последствиях естественного отбора встречаются в естественноисторических сочинениях, я не мог найти ни одного случая, который выдержал бы проверку. Орган, используемый животным только раз в жизни, если он очень важен для животного, может быть модифицирован отбором до любой степени; таковы, например, большие челюсти некоторых насекомых, используемые исключительно для вскрытия кокона, или твердый кончик клюва у невылупившегося еще птенца, употребляемый для проламывания яичной скорлупы. Доказано, что большинство лучших коротоклювых турманов погибает в яйце, не будучи в состоянии разбить его, так что голубеводы помогают им вылупиться. Если бы природа в интересах самой птицы снабдила бы голубя во взрослом состоянии очень коротким клювом, то процесс модификации

происходил бы крайне медленно и наряду с ним происходил бы чрезвычайно строгий отбор птенцов в яйце, обладающих наиболее сильными и наиболее твердыми клювами, так как все птенцы со слабыми клювами неизбежно погибали бы, или же отбиралась бы самая тонкая и наиболее легко пробиваемая скорлупа, так как известно, что толщина скорлупы варьирует наравне с другими чертами строения.

[6]Быть может, здесь уместно заметить, что все существа в значительной мере подвергаются и чисто случайному истреблению, почти или вовсе не оказывающему влияния на ход естественного отбора. Так, например, ежегодно уничтожается громадное число яиц или семян, и их модификация была бы возможной путем естественного отбора, если бы их изменения содействовали защите их от врагов. Но многие из этих яиц или семян, если бы они не были истреблены, может быть, произвели бы особей, лучше адаптированных к условиям своей жизни, чем все те, которые уцелели. Точно также громадное число взрослых животных и растений, независимо от того, адаптированы ли они наилучшим образом к условиям своего существования, ежегодно погибает от случайных причин; и действие этих причин не было бы ни в малейшей степени ослаблено какими-либо изменениями строения или общего склада, которые в других отношениях оказались бы благотворными для вида. Но допустим сколь угодно сильное уничтожение взрослых особей, лишь бы количество их, которое может существовать в данной местности, не было бы до крайности подавлено такого рода причинами, или же пусть уничтожение яиц или семян так велико, что только сотая или тысячная часть их разовьется; и тем не менее из числа тех, которые выживут, наиболее адаптированные особи (предполагая, что существует какая-либо изменчивость в благоприятном направлении) будут иметь склонность размножаться в большем числе, чем особи менее адаптированные. Если же количество особей подавлено до крайности указанными только что причинами, что часто бывает, естественный отбор окажется бессильным оказать свое действие в известных благоприятных направлениях; но это не может служить возражением против его действенности в другое время или в ином направлении, так как мы не имеем никакого основания предполагать, что в одно и то же время и в одной и той же области большое число видов подвергается модификации и усовершенствованию.[6]

Половой отбор

Так как при доместикации часто возникают у одного из полов особенности, наследственно связанные с этим полом, то, без сомнения, то же должно встречаться и в природе. Таким образом, возникает возможность модификации каждого из обоих полов путем естественного отбора в связи с различием в образе жизни, что иногда и случается, или же модификация одного пола по отношению к другому, как это обычно происходит. Это вынуждает меня сказать несколько слов о том, что я назвал Половым отбором. Эта форма отбора определяется не борьбой за существование в отно-

шениях органических существ между собою или с внешними условиями, но соперничеством между особями одного пола, обычно самцами, за обладание особями другого пола. В результате получается не смерть неуспешного соперника, а ограничение или полное отсутствие у него потомства. Половой отбор, таким образом, не так беспощаден, как естественный отбор. Обычно более сильные самцы, наиболее приспособленные к занимаемым ими в природе местам, оставляют более многочисленное потомство. Но во многих случаях победа зависит не столько от общей силы, сколько от присутствия специальных орудий борьбы, исключительно свойственных самцам. У безрогого оленя или петуха без шпор была бы малая вероятность оставить по себе многочисленное потомство. Половой отбор, всегда доставляя победителю возможность размножаться, конечно, мог развить неукротимую храбрость, длину шпоры и силу крыла, бьющего по вооруженной шпорой ноге, почти так же, как достигает этого грубый любитель петушиных боев, тщательно отбирая своих лучших петухов. На какой низшей ступени органической лестницы прекращается действие этого закона борьбы, я не знаю; самцы аллигаторов, по имеющимся описаниям, дерутся за обладание своими самками и при этом ревут и кружатся, как индейцы во время военной пляски; наблюдали, что самцы лососей дерутся по целым дням; самцы жуков-оленей иногда несут следы ран от огромных челюстей других самцов; некоторые перепончатокрылые насекомые, как часто замечал неподражаемый наблюдатель г-н Фабр (Fabre), дерутся за какую-нибудь самку, сидящую рядом как бы в качестве постороннего зрителя и затем удаляющуюся с победителем. Столкновения наиболее жестоки, по-видимому, между самцами полигамных животных, они же чаще всего вооружены особыми орудиями. Самцы хищных животных уже и без того хорошо вооружены, хотя они, как и другие животные, могут приобретать путем полового отбора еще особые средства защиты, каковы, например, грива у льва и загнутая челюсть у самцов лосося; ведь щит так же важен для победы, как и меч или копье.

У птиц это соперничество часто представляет более мирный характер. Все, кто интересовался этим предметом, считают, что у многих видов самцы сильно соперничают друг с другом, привлекая самок своим пением. У гвианского горного дрозда, райской птицы и у некоторых других птиц самцы и самки слетаются в одно место; самцы по очереди тщательно распускают напоказ свои яркоокрашенные перья и проделывают странные телодвижения перед самками, которые остаются зрительницами, пока не выберут себе самого привлекательного партнера. Те, кому случалось близко наблюдать нравы птиц в неволе, очень хорошо знают, что они нередко обнаруживают индивидуальное предпочтение и неприязнь; так, сэр Р. Херон (R. Heron) сообщает об одном пестром павлине, который особенно привлекал всех своих пав. Я не могу вдаваться здесь в необходимые подробности, но если человек может в короткое время придать красоту и элегантность своим бантамкам соответственно своим представлениям о красоте, то я не вижу причины сомневаться в том, что и самки птиц могут привести к очевидным результатам, отбирая в течение тысяч поколений самых мелодичных и красивых самцов, согласно своим представле-

ниям о красоте. Некоторые хорошо известные законы, касающиеся оперения взрослых самцов и самок птиц по сравнению с оперением птенцов, могут быть отчасти объяснены действием полового отбора на вариации, которые встречаются в разном возрасте и передаются или одним самцам, или обоим полам в соответствующем возрасте; но здесь я не располагаю местом для развития этого вопроса.

Таким образом, когда самцы и самки какого-нибудь животного при одинаковом образе жизни отличаются друг от друга по строению, окраске или украшениям, эти различия, я думаю, были вызваны главным образом половым отбором, т. е. отдельные самцы, обладавшие в ряде поколений некоторыми незначительными преимуществами над другими в способе ли вооружения, средствах ли защиты или в особых прелестях, передали их своим потомкам исключительно мужского пола. Но я не согласен все половые различия приписать действию этой причины, так как у наших домашних животных возникали особенности, принадлежащие мужскому полу, которые, очевидно, не усилились путем отбора, производимого человеком. Пучок волос на груди дикого индюка не может приносить никакой пользы и едва ли он может служить украшением в глазах индюшки; и в самом деле, появись такой пучок при доместикации, его назвали бы уродством.

Примеры действия естественного отбора, или выживание наиболее приспособленного

Чтобы выяснить, как, по моему мнению, действует естественный отбор, я попрошу разрешения представить один-два воображаемых примера. Представим себе волка, питающегося различными животными и одолевающего одних силой, других — хитростью, третьих — быстротой; предположим далее, что самая быстроногая добыча, например олени, увеличилась в числе вследствие каких-нибудь перемен в данной местности или, наоборот, другая добыча уменьшилась в числе как раз в то время года, когда у волка наиболее острый недостаток пищи. При таких обстоятельствах наибольшая вероятность выживания будет у самых быстрых и поджарых волков, которые, таким образом, сохранятся или будут отобранными, конечно, при условии, что они не утратят силы, необходимой, чтобы справляться со своей добычей в это или какое-либо другое время года, когда они будут принуждены питаться другими животными. Сомневаться в том, что результат будет именно таков, мы имеем не больше оснований, чем в способности человека увеличить быстроту своих борзых тщательным методическим отбором или тем родом бессознательного отбора, который является следствием желания каждого человека удержать лучших собак, без всякой мысли о модификации породы.[7] Могу добавить, что в Катскильских горах в Соединенных Штатах встречаются, по свидетельству м-ра Пирса (Pierce), две разновидности волка: одна с обликом изящной борзой, преследующая оленей, и другая, более грузная, на более коротких ногах, чаще нападающая на стада овец.

[8]Должно заметить, что в предшествующем примере я говорю о самых легкоподвижных особях волков, а не о сохранении какой-нибудь сильно выраженной вариации. В предшествующих изданиях этого сочинения я иногда выражался так, как будто бы такой выбор часто встречался. Я видел важное значение индивидуальных различий, и это привело меня к обстоятельному обсуждению последствий бессознательного отбора, осуществляемого человеком и зависящего от сохранения все более или менее ценных особей и истребления худших. Для меня было также ясно, что сохранение в естественном состоянии какого-либо случайного уклонения в строении, такого, как уродство, происходит нечасто, и если даже первоначально оно сохраняется, то затем оно обычно утрачивается вследствие последующего скрещивания с обыкновенными особями. Тем не менее пока я не прочитал талантливой и ценной статьи в «North British Review» (1867), я не оценивал вполне, как редко могли сохраняться в потомстве единичные вариации, независимо от того, слабо или сильно они выражены. Автор берет случай, когда пара животных производит в течение своей жизни 200 детенышей, из числа которых, вследствие истребления различными причинами, только два в среднем выживают и оставляют по себе потомство. Это, пожалуй, крайняя оценка для большинства высших животных, но никак не для многих низших организмов. Он показывает далее, что если бы родилась одна особь, изменившаяся таким образом, что ее шанс на жизнь удвоился бы по сравнению с шансами других особей, то вероятность ее выживания была бы совершенно ничтожной. Но допустим, что она выживет и оставит потомство, половина которого унаследует благоприятную вариацию; тем не менее, продолжает автор, это молодое поколение будет иметь только немного большую возможность выживания и размножения, и эта возможность будет все более уменьшаться в последующих поколениях. Справедливость этих замечаний, мне кажется, нельзя оспаривать. Если бы, например, какая-нибудь птица могла легче добывать себе пищу, обладая искривленным клювом, и если бы родилась птица с сильно искривленным клювом, которая и благоденствовала бы поэтому, то все же была бы крайне малая вероятность того, что эта форма, представленная единственной особью, закрепится и полностью вытеснит основную форму; судя же по тому, что происходит, при доместикации едва ли можно сомневаться, что этот результат получится, если множество особей с более или менее сильно изогнутыми клювами будут сохраняться в течение многих поколений, а еще большее число особей с самыми прямыми клювами будет подвергаться истреблению.

Не следует, однако, упускать из виду, что некоторые довольно сильно выраженные вариации, которые никто не отнес бы к простым индивидуальным различиям, часто повторяются вследствие того, что сходная организация должна испытывать и сходные воздействия; многочисленные примеры этого явления доставляют наши домашние формы. В этих случаях, если изменяющаяся особь и не передает в действительности своим потомкам вновь приобретенного признака, то она несомненно передает им еще более сильно выраженную склонность изменяться в том же направлении до тех пор, пока сохраняются существующие условия. Не может быть

также сомнения, что тенденция к изменению в том же направлении часто бывала настолько заметной, что все особи одного вида оказывались сходно модифицированными без участия какого бы то ни было отбора. В других случаях такому воздействию могла подвергнуться только одна треть, пятая или десятая часть всех особей, чему можно привести несколько примеров. Так, по оценке Граба (Graba), около одной пятой всех кайр на Фарерских островах представляют разновидность, столь хорошо выраженную, что ее прежде рассматривали как самостоятельный вид под названием Uria lacrymans. В подобных случаях, если вариация полезна, первоначальная форма будет быстро вытеснена модифицированной вследствие выживания наиболее приспособленной.

К последствиям скрещивания в элиминации вариаций всякого рода я еще вернусь, но здесь можно заметить, что бóльшая часть животных и растений держится своего подходящего местообитания и без нужды не покидает его; мы видим это даже у перелётных птиц, почти всегда возвращающихся на одно и то же место. Следовательно, всякая вновь образовавшаяся разновидность вначале будет всегда локальной; для разновидностей в естественных условиях это кажется правилом; таким образом, сходно модифицированные особи будут вскоре существовать небольшими группами и нередко сообща размножаться. Если новая разновидность окажется преуспевающей в битве за жизнь, то она станет медленно распространяться из центральной области, конкурируя с неизменившимися особями и побеждая их на границах все разрастающегося круга.[8]

Может быть, имеет смысл привести другой, более сложный пример действия естественного отбора. Некоторые растения выделяют сладкий сок, по-видимому, ради удаления из своих соков чего-то вредного: это осуществляется, например, при помощи желёзок у основания прилистников у некоторых бобовых растений или на изнанке листьев у обыкновенного лавра. Этот сок, хотя и незначительный по количеству, жадно высасывается насекомыми, но их посещения не приносят никакой пользы растению. Теперь представим себе, что сок или нектар начал выделяться внутри цветков некоторого количества растений какого-либо вида. Насекомые в поисках нектара будут осыпаться пыльцой и очень часто будут переносить ее с цветка на цветок. Таким путем произойдет скрещивание между цветками двух различающихся особей одного вида, а скрещивание, как вполне может быть доказано, способствует появлению более сильных сеянцев, которые, следовательно, будут иметь больше шансов на процветание и выживание. Растения, производящие цветки с самыми большими нектарниками, выделяющими наибольшие количества нектара, будут наичаще посещаться насекомыми и наичаще скрещиваться; в конце концов, они победят и образуют локальную разновидность. Преимущество будет также на стороне тех цветков, тычинки и пестики коих расположены соответственно размерам и привычкам тех именно насекомых, которые их посещают, если это хоть сколько-нибудь способствует перенесению пыльцы. Мы могли бы представить себе пример, когда насекомые посещают цветки с целью собирания не нектара, а пыльцы; и так как пыльца обра-

зуется исключительно для оплодотворения, то ее истребление должно, казалось бы, приносить растению только ущерб. Тем не менее если бы хоть немного пыльцы сначала изредка, а затем регулярно переносилось поедающими пыльцу насекомыми с цветка на цветок и это способствовало бы скрещиванию, то хотя бы девять десятых всей пыльцы подвергалось уничтожению, такого рода ограбление все еще было бы вполне выгодным для растения, а особи, производящие все больше и больше пыльцы и снабженные более крупными пыльниками, подвергнутся отбору.

Когда вследствие такого длительно продолжающегося процесса наше растение сделалось крайне привлекательным для насекомых, последние без всякого с их стороны намерения будут регулярно переносить пыльцу с цветка на цветок; а что они делают это в действительности, я могу легко продемонстрировать на многих поразительных примерах. Приведу только один, показывающий в то же время начальную фазу разделения полов у растений. Некоторые экземпляры падуба приносят только мужские цветки с четырьмя тычинками, образующими очень малое количество пыльцы, и с рудиментарным пестиком; другие экземпляры приносят только женские цветки с вполне развитым пестиком и четырьмя тычинками со сморщенными пыльниками, в которых нельзя обнаружить ни одного зернышка пыльцы. Найдя одно женское дерево в 60 ярдах от мужского, я исследовал под микроскопом рыльца 20 цветков, взятых с различных ветвей, и на всех без исключения оказались немногочисленные зернышки пыльцы, а на некоторых даже в изобилии. Так как ветер в течение нескольких дней дул по направлению от женского дерева к мужскому, то пыльца не могла быть им занесена. Погода стояла холодная и бурная и, следовательно, неблагоприятная для пчел, и тем не менее каждый исследованный мною женский цветок был успешно опылен пчелами, перелетавшими с дерева на дерево в поисках нектара. Но вернемся к нашему воображаемому случаю; как только растение стало настолько привлекательным для насекомых, что пыльца уже регулярно переносилась с цветка на цветок, может начаться другой процесс. Конечно, ни один натуралист не сомневается в полезности так называемого «физиологического разделения труда»; отсюда мы можем допустить, что для растения было выгодно образовать только тычинки в одном цветке или на целом растении и только пестики в другом цветке или на другом целом растении. У культурных растений, а также перенесенных в новые жизненные условия, иногда мужской, а в других случаях женский орган становится более или менее неспособным к оплодотворению; если мы допустим, что хотя бы в слабой степени то же самое происходит в естественных условиях, что пыльца уже регулярно переносится с цветка на цветок и что, согласно принципу разделения труда, более полное разделение полов только выгодно для нашего растения, то особи, у которых эта тенденция все более и более возрастает, будут постоянно в благоприятном положении, т. е. будут подвергаться отбору, пока, наконец, не осуществится полное разделение полов. [9]Потребовалось бы слишком много места для того, чтобы проследить постепенные шаги, которыми развивается разделение полов у различных растений посредством диморфизма или иными путями; но я могу приба-

вить, что, на основании свидетельства Эйса Грея, некоторые падубы Северной Америки находятся теперь в таком именно переходном состоянии и, по его словам, могут быть названы более или менее двудомно-многобрачными.[9]

Обратимся теперь к насекомым, питающимся нектаром; мы можем предположить, что растение, в котором путем продолжительного отбора медленно увеличивалось количество нектара, весьма распространено и что определенные насекомые в большинстве своем питаются его нектаром. Я мог бы привести много фактов, показывающих, как пчелы заботливо берегут время; такова, например, их привычка прокусывать отверстия у основания цветков и высасывать оттуда нектар, до которого они могли бы с небольшим усилием добраться и через зев. Принимая во внимание такие факты, мы можем допустить, что при известных условиях индивидуальные различия в кривизне или длине хоботка и т. п., настолько незначительные, что мы их и не заметили бы, могут оказаться полезными для пчелы или иного насекомого, так что некоторые особи будут в состоянии добывать себе пищу легче, чем другие; и, таким образом, общины, к которым эти особи принадлежат, будут процветать и отделять многочисленные новые рои, которые унаследуют ту же особенность. Трубки венчика обыкновенного красного и инкарнатного клевера (Trifolium pratense и T. incarnatum) при поверхностном наблюдении не различаются по длине; тем не менее у инкарнатного клевера пчела может легко высасывать нектар, а у обыкновенного красного клевера не может; последний посещается только шмелями, так что целые поля красного клевера тщетно предлагают медоносной пчеле обильные запасы своего драгоценного нектара.[10] Что этот нектар очень ценится медоносной пчелой, не подлежит сомнению, так как я не раз наблюдал, но только по осени, как многочисленные пчелы высасывали его через отверстия в основании трубки цветка, прогрызенные шмелями.[10–11] Различие в длине венчика двух видов клевера, определяющее их посещение медоносной пчелой, должно быть ничтожно, так как меня уверяли, что цветки, появляющиеся после первого покоса красного клевера, немного мельче предыдущих и что именно эти цветки посещаются многочисленными пчелами.[11–12] Не знаю, точно ли это указание; не знаю также, можно ли полагаться на другое печатное свидетельство, будто бы лигурийская пчела, единодушно признаваемая простой разновидностью обыкновенной медоносной пчелы, с которой она легко скрещивается, может добираться до нектарников красного клевера и высасывать нектар.[12] Таким образом, в стране, где обильно растет этот клевер, для медоносной пчелы было бы очень выгодно иметь хоботок немного подлиннее и несколько иной формы. С другой стороны, так как плодоношение этого клевера, безусловно, зависит от посещения его цветков пчелами, то в случае уменьшения в какой-либо стране численности шмелей для растения было бы выгодно приобрести более короткий или глубже разделенный венчик и тем доставить возможность медоносной пчеле высасывать его цветки. Таким образом, я могу понять, как цветок и пчела будут медленно одновременно или последовательно модифицироваться и адаптироваться друг к другу самым совершенным образом путем постоянного сохранения

всех особей, представляющих в своем строении незначительные взаимно полезные уклонения.

Я вполне сознаю, что это учение о естественном отборе, поясненное вышеприведенными вымышленными примерами, может встретить те же возражения, которые были впервые выдвинуты против великих идей сэра Чарлза Лайелля о «современных изменениях на земной поверхности, объясняющих нам геологические явления»; но теперь мы редко слышим, чтобы факторы, которые находятся еще в действии, признавались ничтожными и ничего не значащими, когда идет речь о причинах образования глубочайших речных долин или формирования внутриматериковых длинных скалистых гряд. Естественный отбор действует только путем сохранения и кумулирования малых наследственных модификаций, каждая из которых выгодна для сохраняемого существа; и как современная геология почти отбросила такие воззрения, как например прорытие глубокой долины одной делювиальной волной, так и естественный отбор изгонит веру в постоянное творение новых органических существ или в какую-либо большую и внезапную модификацию.

О скрещивании особей

Я вынужден сделать здесь небольшое отступление. По отношению к раздельнополым животным и растениям само собой очевидно, что особи должны всегда спариваться для каждого рождения (за исключением любопытных и не вполне понятных случаев партеногенеза), но по отношению к гермафродитам это далеко не так очевидно. Тем не менее есть основание думать, что и у всех гермафродитов две особи обычно или изредка совместно участвуют в воспроизведении. Это воззрение, хотя и под некоторым сомнением, было уже давно высказано Шпренгелем (Sprengel), Найтом (Knight) и Кельрейтером (Kölreuter). Мы сейчас убедимся в его важности, но я здесь могу рассмотреть этот вопрос очень кратко, хотя и располагаю материалом для основательного его обсуждения. Все позвоночные, все насекомые и некоторые другие обширные группы животных спариваются для каждого рождения. Новейшие исследования в значительной мере сократили предполагаемых гермафродитов, а между настоящими гермафродитами многие спариваются, т. е. две особи, как правило, соединяются для воспроизведения, а это всё, что нам необходимо. Но остается еще большое число гермафродитных животных, которые обычно не спариваются, а громадное большинство растений — гермафродиты. Может быть, спросят: какое же основание предполагать, чтобы и в этих случаях две особи участвовали в воспроизведении? Так как здесь невозможно вдаваться в подробности, я должен остановиться только на некоторых общих соображениях.

Прежде всего я собрал множество фактов и произвел многочисленные опыты, показывающие, в соответствии с почти всеобщим убеждением животноводов и растениеводов, что у животных и растений скрещивание между различными разновидностями или между особями одной и той же

разновидности, но различного происхождения, сообщает потомству особенную силу и фертильность; с другой стороны, разведение при близкой *степени родства* уменьшает энергию и фертильность; одни лишь эти факты побуждают меня признать в качестве общего закона природы, что ни одно органическое существо не ограничивается самооплодотворением в бесконечном ряду поколений и скрещивание с другой особью время от времени — быть может, через длинные промежутки времени — является необходимым.

Исходя из убеждения, что это — закон природы, мы, я полагаю, в состоянии понять целые обширные категории фактов, приводимых ниже, которые ни с какой другой точки зрения не поддаются объяснению. Каждый селекционер знает, как неблагоприятна для опыления цветков влажность, и, однако, у какого множества цветков пыльники и рыльца открыты для всех случайностей непогоды! Если, вопреки тесному соседству собственных пыльников и пестиков, при котором самоопыление почти неизбежно, все же время от времени необходимо попарное соединение, то полная свобода для проникновения пыльцы от другой особи объясняет указанную выше незащищенность органов от атмосферной влаги. С другой стороны, у многих цветков, как например у обширного семейства Papilionaceae, или мотыльковых, органы оплодотворения плотно закрыты, но все они почти без исключения представляют самые прекрасные и любопытные адаптации к посещению их насекомыми. Посещение пчелами до того необходимо для многих мотыльковых растений, что плодоношение последних значительно уменьшается, если воспрепятствовать этим посещениям. Но насекомым почти невозможно перелетать с цветка на цветок и не переносить при этом пыльцы с одного цветка на другой к великой пользе растения. Насекомые действуют как кисточка садовода, и чтобы сделать опыление неизбежным, достаточно прикоснуться этой кисточкой к пыльникам одного цветка, а потом к рыльцу другого; не следует, однако, думать, чтобы пчелы произвели таким образом множество гибридов между различными видами, потому что если на рыльце попадает пыльца того же растения и пыльца другого вида, первая настолько осиливает вторую, что неизменно и полностью устраняет влияние чужой пыльцы, как это было доказано Гертнером.

Когда в каком-нибудь цветке тычинки рывком прикладываются к пестику или медленно, одна за другой наклоняются к нему, эти действия кажутся адаптированными специально, чтобы обеспечить самоопыление, и, без сомнения, они полезны в этом смысле; но, как показал Кельрейтер относительно барбариса, чтобы вызвать движение тычинок вперед, часто необходимо участие насекомых; и хорошо известно, что если посадить по соседству близкородственные формы или разновидности именно этого рода, обладающего, по-видимому, специальными приспособлениями для самоопыления, то почти невозможно получить чистые сеянцы — так широко распространено у них самопроизвольное скрещивание. Во многих других случаях строение цветка не только не способствует самоопылению, но появляются специальные приспособления, успешно предохраняющие рыльце от приема пыльцы того же цветка, примеры чему я мог бы привести

из сочинений Шпренгеля и других авторов и из собственных наблюдений; так, например, у Lobelia fulgens существует поистине прекрасное и сложное устройство, благодаря которому все перечисленные пыльцевые зерна удаляются из сросшихся пыльников каждого цветка, прежде чем рыльце того же цветка будет готово к принятию их; и так как эти цветки, по крайней мере в моем саду, никогда не посещаются насекомыми, то никогда и не приносят семян, хотя я получал их в изобилии, когда переносил пыльцу с одного цветка на рыльце другого. Другой вид лобелии, посещаемый пчелами, обильно приносит семена в моем саду. В других многочисленных случаях хотя и не встречается особого механического приспособления, предохраняющего рыльце от приема пыльцы от того же самого цветка, тем не менее Шпренгель, а недавно Хилдебранд (Hildebrandt) и некоторые другие авторы показали, и я сам могу подтвердить, следующее: либо пыльники лопаются, прежде чем рыльце готово для опыления, либо рыльце оказывается готовым прежде пыльцы того же цветка, так что такие растения, получившие название дихогамических, на деле оказываются раздельнополыми и обычно должны подвергаться скрещиванию. То же справедливо для реципрокных диморфных и триморфных растений, о которых упомянуто выше. Как странны все эти факты! Как странно, что пыльца и поверхность рыльца того же цветка, находящиеся в таком тесном соседстве как бы для самоопыления, в таком значительном числе случаев бесполезны друг для друга! И как просто объясняются все эти факты с той точки зрения, что случайное скрещивание время от времени с другой особью может быть полезно и даже необходимо!

Если нескольким разновидностям капусты, редиса, лука и некоторых других растений предоставить возможность рассыпать свои семена в близком соседстве, то сеянцы в значительном большинстве, как я мог убедиться, окажутся помесями: так, я вывел 233 сеянца капусты от нескольких разновидностей, росших вместе, и из них только 78 сохранили признаки расы, да и то не во всей чистоте. И однако пестик каждого цветка капусты окружен не только своими собственными шестью тычинками, но и тычинками многих других цветков на том же растении, и пыльца каждого цветка легко попадает на его рыльце без содействия насекомых, так как я наблюдал, что растения, тщательно защищенные от насекомых, приносят нормальное число стручков. Каким же образом такое большое число сеянцев являются помесями? Это происходит от того, что пыльца другой *разновидности* осиливает собственную пыльцу данного цветка, и в этом также проявляется общий закон полезности скрещивания различных особей одного и того же вида. Когда же скрещиваются различные *виды*, результат получается совершенно обратный, так как собственная пыльца всегда осиливает чужую; но к этому вопросу мы вернемся в одной из следующих глав.

Если остановимся для примера на большом дереве, покрытом бесчисленными цветками, то могут возразить, что пыльца только редко могла бы заноситься с одного дерева на другое и что в лучшем случае она переносилась бы с цветка на цветок на том же дереве, а цветки того же дерева только в очень ограниченном смысле можно считать различающимися особями. Я полагаю, что это возражение довольно веско, но что природа в значи-

тельной мере устранила его, снабдив деревья сильно выраженной тенденцией образования раздельнополых цветков. Когда полы разделены, то даже при образовании на одном и том же дереве мужских и женских цветков пыльца должна во всяком случае переноситься с цветка на цветок, а этим обеспечивается большая возможность переноса пыльцы время от времени с одного дерева на другое. В Англии деревьям, принадлежащим ко всевозможным порядкам, более свойственно разделение полов, чем другим растениям; по моей просьбе д-р Хукер составил таблицу для новозеландских деревьев, а д-р Эйса Грей — для деревьев Соединенных Штатов, и результат соответствовал моим ожиданиям. С другой стороны, д-р Хукер сообщает мне, что это правило не оправдывается для Австралии, но если большинство австралийских деревьев дихогамичны, то результат был бы тот же самый, как если бы они производили раздельнополые цветки. Я привожу эти замечания о деревьях только с целью обратить внимание на этот вопрос.

Остановимся вкратце на животных: различные наземные виды, как наземные моллюски и земляные черви, гермафродитны, но все они спариваются. Я не нашел до сих пор ни одного наземного животного, которое могло бы само себя оплодотворить. Этот замечательный факт, представляющий полную противоположность наземным растениям, понятен только с одной точки зрения, а именно: время от времени скрещивание необходимо, так как из-за свойств оплодотворяющего начала здесь не существует способов, аналогичных действию насекомых или ветра на растения, с помощью которых иногда осуществлялось бы скрещивание наземных животных без совместного действия двух особей. Среди водных животных встречаются многочисленные самооплодотворяющиеся гермафродиты, но здесь течение воды представляет очевидное преимущество для наступающего по временам скрещивания. Несмотря на консультацию с одним из высших авторитетов, а именно с проф. Хаксли, мне до сих пор не удалось найти хоть один случай гермафродитного животного (как и среди цветков растений) с органами воспроизведения в такой степени скрытыми, чтобы оказались физически невозможными доступ к ним извне и влияние время от времени другой особи. Усоногие раки долгое время, казалось, представляли для меня с этой точки зрения значительное затруднение; но благодаря счастливой случайности мне удалось доказать, что две особи иногда скрещиваются, хотя обе они — самооплодотворяющиеся гермафродиты.

Большинство натуралистов должен был поражать в качестве странной аномалии тот факт, что у животных и у растений в пределах одного семейства и даже одного рода одни виды — гермафродитны, другие — раздельнополы, хотя все они сходны друг с другом по всей организации. Но если в действительности все гермафродиты иногда скрещиваются, то различие между ними и раздельнополыми видами, что касается воспроизводительной функции, очень невелико.

Из этих различных соображений и многочисленных специальных фактов, которые я собрал, но не могу здесь привести, следует, что у животных и у растений скрещивание между различающимися особями является довольно общим, если не универсальным законом природы.

Обстоятельства, благоприятствующие образованию новых форм посредством естественного отбора

Это очень сложный вопрос. Большая степень (amount) изменчивости — а в этот термин всегда включены и индивидуальные различия — будет, очевидно, благоприятна. Большое число особей может компенсировать меньшую степень изменчивости тем, что предоставляет лучшую возможность появления в данный период полезных вариаций и является, по моему мнению, важным элементом успеха. Хотя Природа предоставляет для деятельности естественного отбора длинные периоды времени, они все же не беспредельно длинны: вид будет истреблен, если не будет модифицирован и усовершенствован в такой же степени, как и другой его конкурент, так как силы всех органических существ напряжены для захвата места в экономии природы. [13]Без унаследования благоприятных вариаций хотя бы некоторыми из потомков естественный отбор бессилен что-либо осуществить.[13, 14]Тенденция к реверсии может часто сдерживать или предотвращать его действие; но так как эта тенденция не помешала человеку образовать путем отбора многочисленные домашние расы, то почему бы она могла воспрепятствовать естественному отбору?[14]

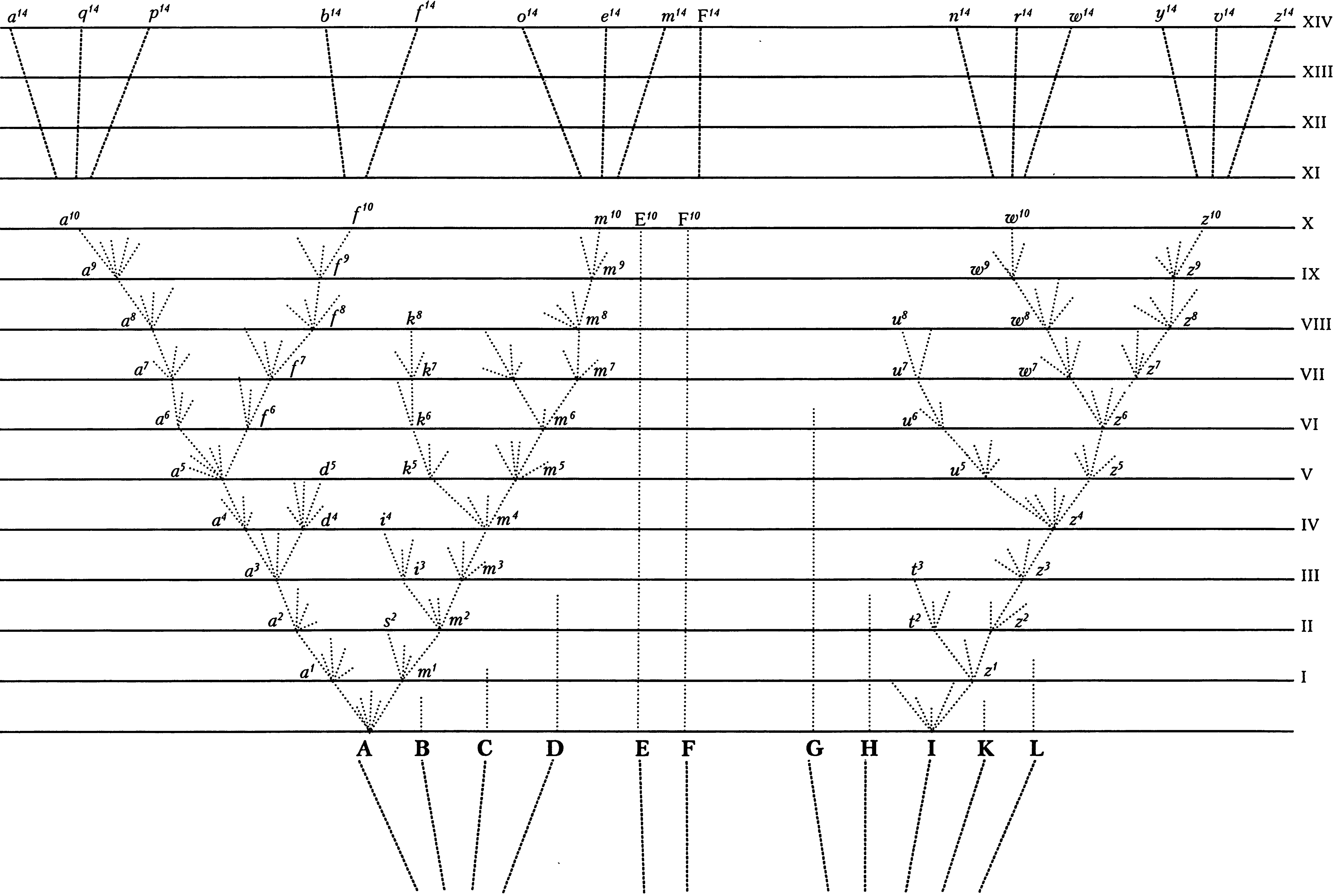
При методическом отборе животновод отбирает с некоторой определенной целью, и, если допустить свободное скрещивание особей, его труд будет совершенно потерян. Если же многие люди с почти одинаковым представлением о совершенстве стараются приобрести лучших животных и получить от них потомство без всякого намерения изменить породу, то в результате этого процесса бессознательного отбора получится медленное, но верное совершенствование, несмотря на то что здесь не производилось изолирования отобранных особей. Так и в природе: в пределах ограниченного ареала, где некоторые места в экономии природы еще не вполне заняты, все особи, изменяющиеся в надлежащем направлении, хотя и в различных степенях, будут склонны к сохранению. Но если ареал велик, его отдельные участки почти наверное будут представлять различные жизненные условия, и тогда, если один и тот же вид будет подвергаться модификации в различных участках, то их вновь образовавшиеся разновидности будут скрещиваться на его границах. Но мы увидим в VI главе, что промежуточные разновидности, обитающие в промежуточных областях, будут в конце концов вытеснены одной из смежных разновидностей. Скрещивание будет все более действовать на животных, спаривающихся для каждого рождения, ведущих бродячую жизнь и не очень быстро размножающихся. Отсюда, у животных такого рода, как например у птиц, разновидности обычно должны быть приурочены к изолированным друг от друга странам, и так оно и оказывается на деле. У гермафродитных организмов, скрещивающихся только по временам, а равно и у животных, спаривающихся для каждого рождения, но мало передвигающихся и быстро возрастающих в числе, новая улучшенная разновидность может быстро возникнуть в каком-либо месте, просуществовать там в полном составе, а потом распространиться, так что ее особи будут скрещиваться преимущественно друг с другом.[15] На этом основании садоводы всегда

предпочитают сохранять семена, взятые от большой массы растений одной разновидности, так как этим значительно уменьшаются шансы скрещивания с другими группами.

Даже по отношению к животным, которые спариваются для каждого рождения и не быстро размножаются, мы не должны предполагать, что свободное скрещивание всегда устраняет последствия естественного отбора: я могу выдвинуть значительное число фактов, показывающих, что в пределах одного ареала две разновидности одного и того же животного могут длительно сохранять свои различия; потому ли, что они водятся в различных стациях, потому ли, что размножаются в несколько разное время года, или потому, что особи каждой разновидности предпочитают спариваться друг с другом.

Скрещивание играет важную роль в природе, так как поддерживает однообразие и постоянство признаков у особей одного и того же вида или одной и той же разновидности. Оно, очевидно, будет действовать с гораздо большими результатами у животных, спаривающихся для каждого рождения, но, как уже сказано, мы имеем основание полагать, что скрещиванию время от времени подвергаются все животные и все растения. Если это будет случаться даже через длинные промежутки времени, то образовавшаяся этим путем молодь будет настолько превосходить силой и фертильностью потомство, полученное от продолжительного самооплодотворения, что на ее стороне будет больше шансов выживания и продолжения своего рода; таким образом, в конце концов влияние скрещивания даже через долгие промежутки времени окажется весьма важным. Что касается наиболее низкоорганизованных существ, не размножающихся половым путем и не конъюгирующих, а следовательно, и не способных скрещиваться, то у них однообразие признаков может сохраниться при постоянстве жизненных условий только в силу наследственности и в силу действия естественного отбора, который будет уничтожать все особи, уклоняющиеся от соответствующего типа. Если же произойдет перемена в жизненных условиях и форма претерпит модификацию, то однообразие признаков может сохраниться в модифицированном потомстве только путем естественного отбора, сохраняющего сходные благоприятные вариации.

Изоляция также является важным элементом в модифицировании видов посредством естественного отбора. В ограниченном или изолированном ареале, если он не очень велик, органические и неорганические условия жизни будут обычно почти однородными, так что естественный отбор будет склонен модифицировать всех варьирующих особей того же вида в одном и том же направлении. Скрещивание с обитателями окружающих областей будет тем самым также предотвращено. Мориц Вагнер (Moritz Wagner) недавно издал интересный труд, касающийся этого вопроса, и показал, что значение изоляции в предотвращении скрещивания вновь образовавшихся разновидностей, вероятно, важнее даже, чем я предполагал. Но на основании уже указанных мною причин я ни в каком случае не могу согласиться с этим натуралистом в том, что миграция и изоляция — необходимые элементы в процессе образования новых видов. Значение изоляции велико также и в том отношении, что при каком-нибудь физиче-



a^{14} q^{14} p^{14} b^{14} f^{14} o^{14} e^{14} m^{14} F^{14} n^{14} r^{14} w^{14} y^{14} v^{14} z^{14} XIV
XIII
XII
XI
a^{10} f^{10} m^{10} E^{10} F^{10} w^{10} z^{10} X
a^{9} f^{9} m^{9} w^{9} z^{9} IX
a^{8} f^{8} k^{8} m^{8} u^{8} w^{8} z^{8} VIII
a^{7} f^{7} k^{7} m^{7} u^{7} w^{7} z^{7} VII
a^{6} f^{6} k^{6} m^{6} u^{6} z^{6} VI
a^{5} d^{5} k^{5} m^{5} u^{5} z^{5} V
a^{4} d^{4} i^{4} m^{4} z^{4} IV
a^{3} i^{3} m^{3} t^{3} z^{3} III
a^{2} s^{2} m^{2} t^{2} z^{2} II
a^{1} m^{1} z^{1} I
A B C D E F G H I K L

ском изменении, каково поднятие материка, изменение климата и т. д., она препятствует иммиграции лучше адаптированных организмов, и, таким образом, в естественной экономии области сохранятся незанятыми новые места для совершенствования старых обитателей. Наконец, изоляция предоставит вновь образующейся разновидности необходимое время для медленного улучшения, что иногда может быть весьма важно. Если же изолированная площадь будет мала, потому ли, что она ограждена препятствиями, или в силу исключительности ее физических условий, общее количество ее обитателей будет мало, и это замедлит образование новых видов посредством естественного отбора, так как уменьшатся шансы на появление благоприятных изменений.

[16]Продолжительность времени сама по себе не содействует и не препятствует естественному отбору. Утверждают это потому, что совершенно ошибочно уверяли, будто я придаю элементу времени всемогущее значение в процессе модифицирования видов, как будто все жизненные формы необходимо претерпевают в своем строении изменения в силу какого-то врожденного закона. Продолжительность времени имеет значение лишь настолько — и в этом смысле ее значение велико, — насколько она повышает вероятность появления благоприятных вариаций, их отбора, кумулирования и закрепления. С продолжительностью времени проявляется тенденция к возрастанию непосредственного воздействия физических условий жизни на общий склад каждого организма.[16]

Обратимся к самой природе за проверкой справедливости этих замечаний и остановимся на небольшом изолированном ареале, например каком-нибудь океаническом острове, хотя число обитающих на нем видов, как мы увидим в главе о географическом распространении, и невелико, тем не менее значительная часть их эндемична, т. е. образовалась здесь и нигде больше на земном шаре. Таким образом, океанический остров с первого взгляда кажется особенно благоприятным для образования новых видов. Но при этом легко впасть в ошибку: для решения вопроса, что представляется более благоприятным для образования новых органических форм — маленькая ли изолированная область или обширная территория целого континента, мы должны сравнивать их за равные периоды времени, а это мы не в состоянии сделать.

Хотя изоляция имеет большое значение в образовании новых видов. в общем я склоняюсь к убеждению, что обширность ареала еще важнее, особенно для образования таких видов, которые могли бы сохраниться на долгое время и широко распространиться. На большом и открытом пространстве не только повышается вероятность возникновения благоприятных вариаций благодаря многочисленности проживающих здесь особей одного и того же вида, но и сами по себе условия существования гораздо более сложны вследствие многочисленности уже существующих видов; а если некоторые из тех видов будут модифицированы и усовершенствованы, то и остальные должны также усовершенствоваться в соответствующей степени, иначе они будут истреблены. Каждая новая форма. как только она значительно усовершенствована, сможет распространиться по открытому и непрерывному ареалу, конкурируя таким образом с мно-

гими другими формами.[17] Сверх того, обширный ареал, хотя и представляется непрерывным в настоящее время, мог нередко подвергаться расчленению из-за колебания уровня в прошлом, так что и полезные последствия изоляции могли в известной степени дополнительно содействовать [видообразованию]. Наконец, я прихожу к заключению, что, хотя небольшие изолированные ареалы в некоторых отношениях были крайне благоприятны для образования новых видов, тем не менее в обширных ареалах модификации в большинстве случаев совершались быстрее и, что еще важнее, образовавшиеся здесь новые формы на больших ареалах и уже победившие многих соперников более способны широко расселяться и, следовательно, образовать наибольшее число новых разновидностей и видов. Они, таким образом, играли более выдающуюся роль в изменчивой истории органического мира. Согласно с этим воззрением, нам, быть может, станут понятны некоторые факты, о которых также будет речь в главе о географическом распространении; например, формы, образовавшиеся на малом Австралийском континенте, отступают в настоящее время перед выходцами из более обширной Европейско-Азиатской области. Точно также обитатели континентов легко натурализовались повсеместно на островах. На маленьком острове схватка за жизнь была менее суровой, меньшей была модификация и не так сильно было и истребление. Отсюда нам понятно, почему флора Мадейры, по свидетельству Освальда Хеера (Oswald Heer), до некоторой степени напоминает вымершую третичную флору Европы. Все пресноводные бассейны в совокупности по сравнению с морем или сушей представляют малую область. Следовательно, конкуренция между пресноводными обитателями была менее ожесточенной, чем где бы то ни было; новые формы медленнее образовывались и старые формы медленнее вытеснялись. И именно в пресных водах мы встречаем семь родов ганоидных рыб — остатки когда-то преобладавшего отряда; в пресной же воде мы встречаем и самые аномальные из существующих на земле форм — Ornthorhynchus и Lepidosiren, которые, подобно ископаемым формам, до некоторой степени связывают отряды, в настоящее время далеко отстоящие друг от друга на органической лестнице. Эти аномальные формы могут быть названы живыми ископаемыми; они уцелели до сих пор, потому что жили в ограниченном ареале и подвергались менее разнообразной и, следовательно, менее ожесточенной конкуренции.

Подведем итог обстоятельствам, благоприятным и не благоприятным для образования новых видов путем естественного отбора, насколько это допускает крайняя сложность вопроса. Я прихожу к заключению, что для наземных форм большая континентальная область, уровень которой подвергался значительным колебаниям, должна была оказаться наиболее благоприятной для образования многочисленных новых форм жизни, приспособленных к продолжительному существованию и широкому распространению. Пока эта область существовала как материк, ее обитатели должны были отличаться многочисленностью особей и форм и подвергаться ожесточенной конкуренции. Когда же вследствие понижения континент разбивался на отдельные острова и на каждом из них существовало все же значительное количество особей одного и того же вида, становилось

невозможным скрещивание вновь возникавших видов на границах их распространения; при любых переменах в физических условиях и предотвращении иммиграции новые места в экономии каждого острова должны были заполняться путем модификации старых обитателей, и у разновидностей каждого острова было достаточно времени, чтобы модифицироваться и усовершенствоваться. Когда вследствие повторного поднятия острова снова превращались в континентальную область, возобновлялась усиленная конкуренция; наиболее благоприятствуемые и усовершенствованные разновидности получали возможность распространяться; происходило значительное истребление менее улучшенных форм, и численное соотношение различных обитателей вновь образовавшегося континента снова изменялось; таким образом, для естественного отбора открывалось обширное поле деятельности в смысле дальнейшего усовершенствования обитателей и образования таким путем новых видов.

Я вполне допускаю, что естественный отбор действует вообще с крайней медленностью. Он может действовать только тогда, когда в экономии природы какой-либо области есть места, которые лучше заполнятся путем модификации некоторых из ее теперешних обитателей. Появление таких мест часто будет зависеть от перемен в физических условиях, которые происходят обычно очень медленно, и от предотвращения иммиграции лучше адаптированных форм. Как только некоторые из старых обитателей претерпят модификации, взаимные отношения между другими будут неоднократно нарушены, а это создаст новые места, готовые к заполнению лучше адаптированными формами, но все это будет совершаться очень медленно. Хотя все особи одного вида слегка отличаются одна от другой, все же пройдет много времени, прежде чем появятся требуемые различия в тех или иных частях организации. Этот результат нередко будет значительно замедляться свободным скрещиванием. Многие возразят, что всех этих причин достаточно, чтобы нейтрализовать силу естественного отбора. Я этого не думаю. Но я полагаю, что естественный отбор будет действовать вообще очень медленно, только через длинные промежутки времени и только на небольшое число обитателей данной страны. Я полагаю далее, что эти медленные перемежающиеся результаты хорошо согласуются с тем, чему учит нас геология относительно скорости и характера изменений, возникавших у обитателей земли.

Если слабый человек мог достигнуть таких значительных результатов путем производимого им отбора, то, как бы медленно ни совершался процесс отбора, я не вижу предела для величины изменения, для простоты и сложности коадаптаций между всеми органическими существами друг к другу и к физическим условиям их жизни, которые могли быть в течение долгого времени вызваны силой естественного отбора, т. е. путем выживания наиболее приспособленного.

Вымирание, вызываемое естественным отбором

Этот вопрос будет полнее обсужден в главе о геологии, но о нем необходимо упомянуть и здесь вследствие его тесной связи с естественным

отбором. Естественный отбор действует только посредством сохранения вариаций полезных, которые поэтому укореняются. Вследствие быстрого возрастания численности всех органических существ в геометрической прогрессии, каждый ареал уже до предела заполнен обитателями, а из этого вытекает, что так как благоприятствуемые формы увеличиваются в числе, то менее благоприятствуемые уменьшаются в числе и становятся редкими. Редкость формы, как учит нас геология, — предвестник вымирания. Для нас ясно, что всякой форме, представленной малым числом особей, грозит опасность окончательного исчезновения во время резких сезонных колебаний в природе либо из-за временного увеличения числа ее врагов. Но мы можем пойти еще далее: по мере того, как образуются новые формы, многие старые формы должны вымирать, если не предполагать, что число различающихся форм может увеличиваться беспредельно. А что количество таких форм не возросло беспредельно, в том ясно убеждает нас геология, и мы сейчас попытаемся объяснить, почему число видов на земном шаре не сделалось неизмеримо большим.

Мы видели, что виды, наиболее богатые особями, обладают во всякий данный период наибольшими шансами в образовании благоприятных вариаций. Доказательством тому служат факты, приведенные во II главе и показывающие, что именно те виды, которые дают наибольшее число зарегистрированных разновидностей, относятся к обыкновенным и широко распространенным, т. е. к доминирующим. Отсюда виды редкие будут во всякий данный период модифицироваться или улучшаться медленнее, и поэтому в жизненной борьбе будут побеждены потомками более обыкновенных видов.

Из этих различных соображений, я полагаю, неизбежно вытекает, что так как с течением времени посредством естественного отбора образуются новые виды, то другие должны становиться все более редкими и, наконец, исчезать. Более всего пострадают, конечно, те формы, которые непосредственно конкурируют с формами, претерпевшими модификацию и улучшение. В главе о борьбе за существование мы видели, что наиболее упорная конкуренция должна происходить между формами наиболее близкими — разновидностями одного вида или видами одного рода или ближайших друг к другу родов, как обладающими почти одинаковым строением, общим складом и привычками; вследствие этого каждая новая разновидность или новый вид в процессе своего формирования будет все сильнее подавлять своих ближайших родственников и проявлять склонность к их истреблению. Тот же процесс истребления мы наблюдаем и при доместикации: путем отбора форм, наиболее усовершенствованных человеком. Можно привести много интересных примеров, показывающих, как быстро новые породы рогатого скота, овец и других животных или новые разновидности растений занимали места более старых и худших форм. Имеются исторические данные, что в Йоркшире водившийся в старину черный рогатый скот был вытестен лонгорнами, а эти последние «были сметены шортгорнами (я привожу подлинные слова одного писателя, специалиста по сельскому хозяйству), словно какой-нибудь моровой язвой».

Дивергенция признака

Принцип, который я обозначаю этим термином, крайне важен и, как мне кажется, объясняет некоторые существенные факты. Во-первых, разновидности, даже заметно выраженные и обладающие до некоторой степени сходством с видами, — о чем свидетельствует то безнадежное сомнение, которое во многих случаях возникает при их классификации, — несомненно отличаются друг от друга гораздо менее, чем хорошие четко различающиеся виды. И тем не менее, согласно моему воззрению, разновидности — только виды в процессе образования, или, как я их назвал, зарождающиеся виды. Каким же образом меньшее различие между разновидностями достигает размеров различия между видами? Что это обычно совершается в действительности, мы должны заключить из того, что большинство из бесчисленных видов повсюду в природе представляют хорошо выраженные различия, между тем как разновидности — эти предполагаемые прототипы и родоначальники будущих хорошо выраженных видов — обладают тольком мелкими или слабо выраженными различиями. Простой случай, как мы могли бы выразиться, может быть причиной того, что известная разновидность будет отличаться по какому-нибудь признаку от своих родителей, а ее потомство в свою очередь будет отличаться от одного из своих родителей по тому же признаку, но в еще большей степени; однако одного этого было бы недостаточно для объяснения столь обычного и глубокого различия между видами одного рода.

И в этом случае, как и всегда, я старался пролить свет на этот вопрос с помощью наших домашних форм. Мы и здесь найдем некоторые аналогии.[18] Необходимо признать, что образование пород, настолько различающихся, как шортгорны и герефордский рогатый скот, скаковая и ломовая лошадь, различные породы голубей и т. д., не могло быть результатом только случайного кумулирования сходных вариаций на протяжении многих последовательных поколений.[18] И действительно, на практике один любитель обращает внимание на голубя с клювом слегка покороче, другой же, напротив, — на голубя с клювом подлиннее; а на основании известного правила: «любители не ценят и не хотят ценить средние образцы, а интересуются только крайностями», оба будут продолжать отбирать и разводить только птиц с более и более короткими или более и более длинными клювами (как в действительности и произошло с породами турманов). Мы можем также допустить, что в очень ранний период истории люди одного племени или области нуждались в более быстрых лошадях, а другие или в другом месте — в более сильных и грузных лошадях. Первоначальные различия могли быть очень малы, но с течением времени вследствие продолжительного отбора, с одной стороны, наиболее быстрых, а с другой — наиболее сильных лошадей различия могли возрасти и дать начало двум подпородам. Наконец, по истечении столетий эти подпороды превратились в две хорошо установившиеся и совершенно отличные одна от другой породы. По мере того как эти различия увеличивались, худшие животные с промежуточными признаками, не очень быстрые и не очень сильные, уже не оставлялись на племя и мало-помалу исчезали. Здесь у до-

машних форм мы усматриваем действие так называемого принципа дивергенции, вызывающего постоянный рост различий, вначале едва заметных, вследствие чего породы дивергируют в своих признаках как между собой, так и со своим общим предком.

Но можно спросить, каким образом аналогичный принцип может найти применение в природе? Я полагаю, что может и в очень действенной форме (хотя прошло много времени, прежде чем я понял, как именно); это вытекает из простого соображения: чем больше разнообразия в строении, общем складе и привычках приобретают потомки какого-нибудь вида, тем легче они будут в состоянии завладеть многочисленными и более разнообразными местами в экономии природы, а следовательно, тем легче они будут увеличиваться в числе.

Мы легко можем убедиться в этом на примере животных с простыми привычками. Остановимся на примере хищного четвероногого, численность которого давно достигла в среднем предела, который может поддерживаться в данной стране. Если действию его естественной способности к размножению будет предоставлен простор, то повышение численности его (предполагая, что физические условия страны остаются одними и теми же) возможно только в том случае, если варьирующие потомки захватят места, занятые теперь другими животными: некоторые из них — начав питаться новым родом добычи, живой или мертвой, другие — заселяя новые стации, живя на деревьях или в воде или, наконец, становясь менее плотоядными. Чем более разнообразными в своих привычках и строении сделаются потомки нашего хищника, тем больше мест они займут. Что применяется к одному животному, одинаково применимо и ко всем, и во все времена, разумеется, если они варьируют, без чего естественный отбор не может ничего сделать. То же самое и в применении к растению. Доказано на опыте, что если участок земли засеять травой одного вида, а другой такой же участок — травами, принадлежащими к нескольким различным родам, то во втором случае получится большее число растений и большее количество сена, чем в первом. То же оказалось верным, когда высевали одну разновидность и смесь нескольких разновидностей пшеницы на участках равной величины. Отсюда, если бы какой-нибудь вид травы стал изменяться и продолжительно отбирались бы разновидности, отличающиеся друг от друга, хотя в меньшей степени, но в той же манере, как разные виды и роды трав, то в результате на том же клочке земли уместилось бы большее число особей этого вида, включая сюда его модифицированных потомков. А мы знаем, что каждый вид и каждая разновидность трав ежегодно рассыпает почти бесчисленные семена и, так сказать, напрягает свои силы, чтобы максимально увеличить свою численность. Следовательно, в течение многих тысяч поколений наибольшая вероятность успеха и увеличения численности будет на стороне наиболее резко различающихся разновидностей какого-нибудь вида трав, и они вытеснят, таким образом, менее резко различающиеся разновидности, а когда разновидности очень резко отличаются одна от другой, они переходят на ступень вида.

Истинность принципа, по которому наибольшая сумма жизни может

поддерживаться при большой диверсификации строения, очевидна во многих естественных условиях. На крайне малых площадях, особенно открытых для иммиграции, где конкуренция между особями должна быть очень ожесточенной, мы всегда встречаем большое многообразие обитателей. Так, например, я нашел, что на участке дёрна размером в четыре фута на три, находящемся много лет в совершенно одинаковых условиях, обитало 20 видов растений, относившихся к 18 родам и 8 семействам, что доказывает, насколько эти растения между собой различались. То же самое можно сказать и относительно растений и насекомых маленьких однообразных островков, а также маленьких пресноводных прудов. Фермеры знают, что они могут собрать наибольшее количество продуктов посредством севооборота, т. е. чередования растений, принадлежащих к различным семействам; природа же прибегает, если можно так выразиться, к одновременному севообороту. Большинство животных и растений, тесно живущих вокруг какого-нибудь клочка земли, могли бы жить и на нем (предполагая, что его своеобразие не представляет ничего исключительного) и, можно сказать, предельно стремятся, чтобы на нем жить; но, по-видимому, там, где конкуренция наиболее непосредственна, преимущество многообразия в строении, сопровождаемого различиями в конституции и образе жизни, определяет их состав: близко живущие друг около друга обитатели принадлежат, как общее правило, к тому, что называется различными родами и отрядами.

Тот же принцип проявляется и в натурализации растений в чуждых им странах при содействии человека. Можно было бы ожидать, что растения, которым удается натурализоваться в какой-нибудь стране, будут, вообще говоря, наиболее близки к туземным, так как последние обычно рассматриваются как специально созданные и адаптированные к условиям своей родины. Можно было бы также ожидать, что натурализованные растения будут принадлежать к небольшому числу групп, особенно приспособленных к известным стациям на их новой родине. Но на деле оказывается иное, и Альфонс Декандоль удачно выразился в своем обширном и прекрасном труде, что путем натурализации флоры обогащаются гораздо больше новыми родами, чем новыми видами, в сравнении с числом местных родов и видов. Приведу один пример: в последнем издании д-ра Эйса Грея «Manual of the Flora of the Northern United States» перечисляется 260 натурализованных видов, и они принадлежат к 162 родам. Мы видим, что эти натурализованные растения крайне многообразны. Сверх того, они значительно отличаются от туземных, так как из 162 натурализованных родов 100 не имеют своих туземных представителей, и, следовательно, благодаря натурализации получилась относительно значительная прибавка родов к уже существующим в Соединенных Штатах.

Изучив свойства тех растений или животных, которые успешно выдержали борьбу с туземными в какой-либо стране и потому натурализовались, мы можем получить приблизительное представление о том, в каком направлении должны были бы модифицироваться некоторые местные обитатели, чтобы приобрести преимущество над другими обитателями той же страны, и, во всяком случае, мы вправе заключить, что приобретение

многообразия в строении, равное по своему значению различиям между новыми видами, было бы для них полезно.

Преимущества, доставляемые обитателям данной страны многообразием их строения, в сущности те же, которые доставляются особи физиологическим разделением труда между различными ее органами, — вопрос, столь превосходно освещенный Мильн Эдвардсом (Milne Edwards). Ни один физиолог не сомневается в том, что желудок, приспособленный к перевариванию исключительно растительных веществ или исключительно мяса, извлекает из них наибольшее количество питательных веществ. Так и в общей экономии какой-нибудь страны: чем шире и полнее многообразие животных и растений, адаптированных к разному образу жизни, тем большее число особей способно будет там прожить. Группа животных, организация которых представляет мало многообразия, не выдержала бы конкуренции с другой группой, организация которой более многообразна. Например, австралийские сумчатые подразделяются на группы, мало различающиеся между собой и несколько соответствующие, как замечают м-р Уотерхауз (Waterhouse) и другие зоологи, нашим хищным, жвачным и грызунам; можно усомниться, смогут ли сумчатые в таком случае успешно конкурировать с этими хорошо выраженными отрядами. Австралийские млекопитающие представляют нам процесс дифференциации на его ранней и неполной стадии.

Вероятные следствия действия естественного отбора путем дивергенции признака и вымирания потомков одного общего предка

На основании только что кратко изложенных соображений мы можем допустить, что модифицированные потомки какого-нибудь вида будут иметь тем более успеха, чем многообразнее будет их строение, что позволит им захватить места, занятые другими существами. Теперь посмотрим, как действует этот принцип полезности, выведенный из дивергенции признака и связанный с естественным отбором и вымиранием.

Прилагаемая диаграмма поможет нам уяснить себе этот довольно сложный вопрос. Пусть A до L будут виды обширного рода, обитающие в своей родной стране; предполагается, что эти виды сходны друг с другом не в одинаковой степени, как это бывает обычно в природе и как представлено на диаграмме буквами, расположенными на неравных расстояниях друг от друга. Я сказал: обширного рода, потому что, как мы видели во II главе, в среднем варьирует большее число видов в сравнительно бóльших родах, чем в меньших, и варьирующий вид значительно большего рода образует большее количество разновидностей. Мы видели также, что виды наиболее обычные и наиболее широко расселенные более вариабельны, чем виды редкие и с ограниченным распространением. Пусть (A) будет обычный, широко расселенный и варьирующий вид, принадлежащий к обширному роду в своей стране. Ветвящиеся и дивергирующиеся от (A) пунктирные линии различной длины представляют его варьирующих по-

томков. Вариации крайне слабые, но весьма многообразные; предполагается, что они возникают не все одновременно, но нередко через долгие промежутки времени и сохраняются неодинаково долго. Только те вариации, которые так или иначе полезны, сохраняются или подвергаются естественному отбору. Здесь обнаружит свое важное значение принцип полезности, выведенный из дивергенции признака, так как естественным отбором будут сохраняться и кумулироваться вариации наиболее различающиеся или наиболее дивергентные, представленные крайними пунктирными линиями. Когда пунктирная линия достигает одной из горизонтальных линий, где она обозначена строчной буквой с цифрой, предполагается, что кумулированный размер изменения достаточен для сформирования довольно хорошо выраженной разновидности, которая заслуживает упоминания в систематических сочинениях.

Промежутки между горизонтальными линиями на диаграмме могут соответствовать тысяче или еще большему числу поколений. Предполагается, что через тысячу поколений вид (A) произвел две прекрасно выраженные разновидности, а именно a^1 и m^1. Эти две разновидности будут в общем все еще подвержены действию тех же условий, которые сделали их родителей вариабельными, а наклонность к вариабельности сама по себе наследственна, следовательно, они также будут склонны варьировать и обычно почти в том же направлении, как и их родители. Сверх того, эти две разновидности, будучи слабо модифицированными формами, унаследуют те преимущества, которые сделали их родоначальную форму (*A*) более многочисленной, чем большинство других обитателей той же страны; они будут обладать и более общими преимуществами всего рода, к которому принадлежит произведший их вид; благодаря таким преимуществам этот род сделался обширным в его родной стране. А все эти обстоятельства благоприятствуют образованию новых разновидностей.

Если же две разновидности будут вариабельными, то снова наиболее дивергировавшие из них вариации будут обычно сохраняться в течение следующей тысячи поколений. Предполагается, что по истечении этого периода разновидность a^1 на диаграмме образовала разновидность a^2, которая в силу принципа дивергенции отличается от (*A*) более, чем разновидность a^1. Разновидность m^1, как предполагается, произвела две разновидности m^2 и s^2, отличающиеся одна от другой и ещё более от общего родоначальника (*A*). Этот процесс может продолжаться подобными ступенями неопределенно долгое время; одни разновидности через каждую тысячу поколений образуют только одну все более и более уклоняющуюся разновидность, другие произведут их две или три, и, наконец, третьи ничего не произведут. Таким образом, в общем будут происходить увеличение числа разновидностей или модифицированных потомков общего предка (*A*) и дивергенция признаков у них. На диаграмме процесс доведен до десятитысячного поколения, а в сокращенной и упрощенной форме до четырнадцатитысячного поколения.

Но я должен сделать здесь оговорку, что я не предполагаю, чтобы процесс этот когда-нибудь шел с такой правильностью, как показано на диаграмме, хотя и в ней допущены некоторые неправильности; не предпо-

лагаю я также, чтобы процесс этот был непрерывен; гораздо более вероятно, что каждая форма в течение долгих периодов остается неизменной и затем вновь подвергается модификации. Я не думаю также, чтобы неизменно сохранялись наиболее дивергентные разновидности: средняя форма может нередко уцелеть на долгое время, не произведя, а, может быть, и произведя несколько модифицированных потомков, потому что естественный отбор всегда действует в соответствии с природой мест незанятых или отчасти занятых другими существами, а это зависит от бесконечно сложных соотношений. Но, как общее правило, чем разнообразнее будет строение потомков какого-нибудь вида, тем больше мест они способны захватить и тем более численно возрастет модифицированное потомство. На нашей диаграмме линии преемственности прерываются на определенных расстояниях, обозначенных строчными буквами с цифрой; эти буквы соответствуют последовательным формам, сделавшимся достаточно различающимися, чтобы быть отмеченными как разновидности. Но эти перерывы воображаемые, их можно было бы поместить где угодно, через промежутки, достаточно длинные для кумулирования значительного размера дивергентного изменения.

Так как все модифицированные потомки обычного и широко расселенного вида, принадлежащего к большому роду, будут склонны сохранять те преимущества, которые обеспечили жизненный успех их предку, то они будут увеличиваться в числе и дивергировать в своих признаках; это показано на диаграмме несколькими дивергировавшимися ветвями, исходящими от (*A*). Модифицированные потомки позднейших и более усовершенствованных родословных ветвей, вероятно, захватят места более ранних и менее усовершенствованных ветвей, а следовательно, и уничтожат их: это выражено на диаграмме тем, что некоторые из нижних ветвей не достигают верхних горизонтальных линий. В некоторых случаях, без сомнения, процесс модификации ограничится одной родословной линией, и число модифицированных потомков не возрастет, хотя размер дивергентной модификации, возможно, возрастет. Такой случай можно изобразить на диаграмме, уничтожив все линии, которые дивергируются от (*A*), за исключением линии, тянущейся от a^1 до a^{10}. Именно таким путем английская скаковая лошадь и английский пойнтер, по-видимому, медленно дивергировали в признаках от своих родоначальных форм, не образовав ни в том, ни в другом случае каких-либо ветвей или рас.

Через десять тысяч поколений вид (*A*), как мы предполагаем, образовал три формы a^{10}, f^{10} и m^{10}, которые вследствие дивергенции признаков в ряде последовательных поколений обнаруживают глубокие, хотя, быть может, и неравные различия как между собой, так и с их общим предком. Если мы предположим, что размер изменения в промежутке между двумя горизонтальными линиями на нашей диаграмме крайне мал, эти три формы могут представлять собой только три хорошо выраженные разновидности; но стоит допустить, что эти ступени в процессе модификации будут более многочисленны или бо́льшими по размерам, чтобы эти три формы превратились в сомнительные или даже во вполне определенные виды. Таким образом, диаграмма иллюстрирует ступени перерастания малых разли-

чий, свойственных разновидностям, в крупные различия, свойственные видам. Продолжаясь в течение еще большего числа поколений (что показано на диаграмме в сокращенной, упрощенной форме), этот процесс даст восемь видов, обозначенных буквами от a^{14} до m^{14}, которые все происходят от (A). Таким путем, я полагаю, умножается число видов и образуются роды.

В сравнительно большом роде, по всей вероятности, будут изменяться не один, а несколько видов. На диаграмме я допускаю, что и другой вид (I) после десяти тысяч поколений произвел аналогичными ступенями либо две хорошо выраженные разновидности (w^{10} и z^{10}), либо два вида соответственно предположению, какой размер изменения представлен расстоянием между горизонтальными линиями. Далее предполагается, что по истечении 14 тысяч поколений образовалось шесть новых видов, обозначенных буквами n^{14} до z^{14}. В каждом роде те виды, которые уже наиболее между собой разнятся, будут обыкновенно склонны производить наибольшее количество модифицированных потомков, так как у этих последних будет наибольшая возможность завладеть новыми и наиболее различными местами в экономии природы; на основании этого я выбрал на диаграмме крайний вид (A) и почти крайний (I) представ телями существенно различающихся форм, давших начало новым разновидностям и видам. Остальные девять видов (обозначенные прописными буквами) нашего первоначального рода могут продолжать в течение долгих, но неравных периодов давать почти неизменное потомство; это обозначено на диаграмме восходящими пунктирными линиями неравной длины.

Но в течение этого процесса модификации, представленного на диаграмме, будет играть важную роль и другой из установленных нами принципов — принцип вымирания. Так как во всякой предельно заселенной стране естественный отбор действует, только предоставляя отобранным формам некоторое преимущество над остальными в борьбе за жизнь, то у улучшенных потомков каждого вида будет проявляться тенденция на каждой стадии процесса заместить и истребить своих предшественников и исходного основателя рода. Не следует забывать, что конкуренция будет всего упорнее между формами, наиболее близкими по строению, конституции и образу жизни. Отсюда склонность к исчезновению будут иметь все промежуточные формы; а именно между ранними и более поздними состояниями, или, иначе, между менее совершенными и более совершенными состояниями одного и того же вида, а равно и сам родоначальный вид. То же, вероятно, обнаружится и во многих боковых родословных линиях, которые будут побеждены позднейшими и более усовершенствованными линиями. Если, однако, модифицированные потомки в отличие от исходного вида попадут в совершенно иную страну или быстро адаптируются к совершенно новой стации, где потомок и основатель рода не будут конкурировать друг с другом, то оба могут сохраниться.

Если предположить далее, что наша диаграмма представляет значительный размер модификации, значит, вид (A) и более всего ранние разновидности вымерли и заменены восемью новыми видами (a^{14} до m^{14}), а вид (I) заменен шестью новыми видами (n^{14} до z^{14}).

Но мы можем пойти еще далее. Первоначальные виды нашего рода, как мы уже условились, представляют весьма различные степени сходства друг с другом; оно так и бывает на деле в природе; вид (*A*) более близок к *B*, *C* и *D*, чем к другим видам, а вид (*I*) более близок к *G*, *H*, *K*, *L*, чем к другим. Эти два вида (*A*) и (*I*) по условию относятся к очень обыкновенным и широко расселенным видам, так что первоначально они должны были иметь какое-то преимущество над большинством других видов того же рода. В четырнадцатитысячном поколении этих двух видов 14 модифицированных потомков, вероятно, унаследовали часть этих преимуществ; они также модифицировались и улучшались в различных направлениях на каждой стадии рассматриваемого процесса, так что успели сделаться адаптированными ко многим местам в экономии природы своей страны. Весьма вероятно поэтому, что они заняли места не только своих родоначальников (*A*) и (*I*), но также и некоторых из первоначальных видов, наиболее близких к этим родоначальным формам, и в конце концов истребили как тех, так и других. Таким образом, только небольшое число первоначальных видов доведет свое потомство до четырнадцатитысячного поколения. Предположим, что лишь один (*F*) из двух видов (*E* и *F*), наименее близких к остальным девяти первоначальным видам, довел свое потомство до этой последней стадии рассматриваемого процесса.

Число новых видов, происшедших от первоначальных 11, будет на нашей диаграмме равно 15. Благодаря склонности естественного отбора к дивергенции, предельный размер различий в признаках между видами a^{14} и z^{14} будет значительно превышать различие между самыми крайними из первоначальных 11 видов. Сверх того, взаимная связь между новыми видами будет совсем иного рода. Из восьми потомков (*A*) три, обозначенные буквами a^{14}, q^{14}, p^{14}, будут в очень близком родстве между собой, так как представляют ветви, недавно дивергировавшие от a^{10}, b^{14} и f^{14}; дивергировавшие в сравнительно ранний период от a^5 будут в некоторой степени отличны от трех первых видов; и, наконец, o^{14}, e^{14} и m^{14} будут в близком родстве между собой, но так как они дивергировали с остальными в самом начале процесса модификации, то будут глубоко отличаться от остальных пяти видов и образуют подрод или самостоятельный род.

Шесть потомков (*I*) образуют два подрода или рода. Но так как первоначальный вид (*I*) сильно отличался от (*A*), находясь почти на противоположном от него конце первоначального рода, то и шесть потомков (*I*) будут, в силу уже одной наследственности, резко отличаться от восьми потомков (*A*); а сверх того, эти две группы, как мы предполагали, продолжали дивергировать в различных направлениях. Промежуточные виды (и это особенно важное соображение), связавшие первоначальные виды (*A*) и (*I*), все, за исключением (*F*), вымерли, не оставив потомков. Отсюда шесть новых видов, происшедших от (*I*), и восемь, происшедших от (*A*), придется отнести к двум очень различным родам или даже к отдельным подсемействам.

Таким образом, по моему мнению, из двух или более видов одного рода образовались два или больше родов в силу общности происхождения, сопровождаемого модификацией. А эти два или более родоначальных

вида, можно предположить, произошли от одного вида, принадлежащего к более древнему роду. На диаграмме это указано пунктирными линиями (под прописными буквами), образующими пучки ветвей, сходящихся в нисходящем направлении к одной точке; эта точка представляет собою тот вид, который был предполагаемым родоначальником некоторых из наших новых подродов и родов.

Следует на минуту остановить внимание на своеобразии нового вида F^{14}, который, как мы предположили, не подвергся значительной дивергенции признаков, но сохранил форму (F) совсем без изменения или изменился лишь в слабой степени. В таком случае его родственная связь с остальными новыми видами будет очень любопытной и какой-то окольной. Происходя от формы, стоящей между родоначальными видами (A) и (I), о которых предполагается, что они вымерли и нам неизвестны, он будет до известной степени промежуточным по своим признакам между обеими группами, происшедшими от этих двух видов. Но так как эти две группы продолжали дивергировать в признаках от своих родоначальных форм, то новый вид (F^{14}) будет являться непосредственно промежуточным не между существующими видами, а, скорее, между типами обеих групп; каждый натуралист, без сомнения, припомнит такие случаи.

На нашей диаграмме, как мы предположили, каждая горизонтальная линия соответствует тысяче поколений, но она может соответствовать миллиону и более поколений; может она также представлять разрез последовательных слоев земной коры, включающих остатки ископаемых. В главе о геологии мы вернемся к этому вопросу и, я полагаю, убедимся, что эта диаграмма бросает свет на родство вымерших форм, которые, хотя обычно относятся к тем же отрядам, семействам и родам, что и ныне живущие, тем не менее по своим признакам занимают нередко промежуточное положение между современными группами; и мы легко можем понять этот факт, так как вымершие виды жили в различно отдаленные эпохи, когда ветви нашей родословной еще не успели так дивергировать, как теперь.

Я не вижу основания для того, чтобы ограничивать процесс модификации, здесь поясненный, образованием одних только родов. Если мы предположим, что на нашей диаграмме каждая последующая группа расходящихся пунктирных линий представляет очень значительную величину изменения, то формы, обозначенные буквами a^{14} к p^{14}; а равно и b^{14}, и f^{14}, и o^{14} к m^{14}, образуют три четко различающихся рода. Мы получим также два очень различных рода, происходящих от (I) и еще больше отличающихся от потомков (A). Эти две группы родов образуют уже два различных семейства или отряда, смотря по тому, какова будет допущенная нами на диаграмме величина дивергентной модификации. А эти два новых семейства или отряда произошли от двух видов первоначального рода, которые в свою очередь являются, как мы предположили, потомками еще более древней, неизвестной нам формы.

Мы видели, что в каждой стране виды, принадлежащие к сравнительно большим родам, чаще образуют разновидности, или зарождающиеся виды. Этого и следовало ожидать: так как естественный отбор действует в силу

преимущества, которое имеет какая-нибудь форма над другими в борьбе за существование, то он и будет главным образом действовать на те, которые уже обладают каким-либо преимуществом, а обширность какой-нибудь группы доказывает, что ее виды унаследовали от общего предк какое-то общее всем им преимущество. Таким образом, борьба за образование новых модифицированных потомков будет происходить главным образом между большими группами, стремящимися увеличить свою численность. Одна большая группа будет медленно одолевать другую большую группу, сокращая ее численность и тем снижая вероятность ее дальнейшего изменения и совершенствования. В пределах одной и той же большой группы позднее образовавшиеся и более совершенные подгруппы, из числа ответвляющихся и захватывающих новые места в экономии природы, будут постоянно склонны замещать и истреблять более старые и менее совершенные подгруппы. Малые и расчлененные группы и подгруппы, наконец, совершенно исчезнут. Заглядывая в будущее, мы можем предсказать, что группы органических существ, теперь обширные и доминирующие и в то же время наименее расчлененные, т. е. наименее пострадавшие от вымирания, будут еще долго разрастаться. Но за какими группами в конечном счете останется превосходство, никто не может предсказать, потому что, как мы знаем, многие группы, ранее наиболее экстенсивно развитые, теперь уже вымерли. Заглядывая в еще более отдаленное будущее, мы можем предсказать, что благодаря продолжительному и постоянному разрастанию больших групп множество более мелких групп будет окончательно уничтожено и не оставит модифицированных потомков, вследствие чего из видов, живущих в какой-нибудь определенный период, только очень немногие сохранят потомство в отдаленном будущем. Мне придется вернуться к этому вопросу в главе о классификации, но я все же добавлю, что, согласно с этим воззрением, до настоящего времени сохранилось потомство очень незначительного числа древнейших видов, всё потомство одного вида образует класс; мы можем отсюда понять, почему число классов так ограничено в каждом большом отделе животного и растительного царства. Хотя очень немногие из древнейших видов оставили по себе модифицированных потомков, тем не менее в отдаленные геологические периоды земля могла быть почти так же густо населена, как и теперь, видами многочисленных родов, семейств, отрядов и классов.

О степени, до которой имеет тенденцию достигать организация

Естественный отбор действует исключительно путем сохранения и кумулирования вариаций, полезных при тех органических и неорганических условиях, которым каждое существо подвергается во все периоды своей жизни. Окончательный результат выражается в том, что каждое существо обнаруживает тенденцию делаться более и более улучшенным по отношению к окружающим его условиям. Это улучшение неизбежно ведет к градуальному повышению организации большей части живых существ во всем мире. Но здесь мы вступаем в область очень сложного вопроса, так как натуралисты до сих пор не предложили приемлемого для всех

определения того, что значит повышение организации. У позвоночных принимаются во внимание степень умственных способностей и приближение к строению человека. Можно было бы думать, что размеры тех преобразований, которым подвергаются различные части и органы при их развитии от эмбрионального состояния до зрелости, могут служить критерием для сравнения; но известны случаи, как у некоторых паразитических ракообразных, когда некоторые части тела с развитием становятся менее совершенными, так что вполне зрелое животное не может считаться выше своей личинки. Критерий, предложенный фон Бэром, по-видимому, допускает наиболее широкое приложение и представляется наилучшим, именно степень дифференцирования частей одного и того же организма (я бы прибавил — во взрослом состоянии) и их специализация для различных функций, или, как выразился Мильн Эдвардс, полнота физиологического разделения труда. Но мы увидим, насколько тёмен этот вопрос, если обратимся, например, к рыбам, у которых одни натуралисты считают высшими тех, которые, подобно акулам, всего ближе подходят к амфибиям, между тем как другие натуралисты считают высшими обыкновенных костистых рыб, или Teleostei, потому что у них наиболее ясно выражен тип рыбы и они наиболее отличаются от других классов позвоночных животных. Запутанность этого вопроса станет для нас еще очевиднее, если мы обратимся к растениям, к которым критерий умственных способностей, конечно, совершенно неприменим; здесь некоторые ботаники считают высшими те растения, у которых все органы, как например чашелистики, лепестки, тычинки и пестики, вполне развиты в каждом цветке; тогда как другие ботаники, и, по всей вероятности, с большим основанием, признают высшими те растения, у которых различные органы наиболее модифицированы, а число их сокращено.

Если мы примем в качестве стандарта высоты организации величину дифференциации и специализации отдельных органов у взрослого организма (с включением сюда и степени развития мозга, определяющей интеллектуальные способности), то естественный отбор ясно ведет к этому стандарту: все физиологи допускают, что специализация органов, поскольку при этом условии они лучше исполняют свои отправления, полезна для каждого существа, а отсюда ясно, что кумулирование вариаций, ведущих к специализации, входит в круг действия естественного отбора. С другой стороны, имея в виду, что у всех органических существ силы напряжены для возрастания численности в геометрической прогрессии и захвата каждого свободного или плохо занятого места в экономии природы, мы легко поймем, что естественный отбор может градуально приспособлять существо к такой ситуации, где некоторые органы окажутся излишними или бесполезными; в таких случаях обнаружится упрощение организации. Повысилась ли действительно организация в целом со времени отдаленнейших геологических периодов и до настоящего дня, удобнее будет рассмотреть в главе, посвященной геологической последовательности.

Но можно возразить, что если все органические существа склонны подыматься на высшие ступени, то каким образом еще существует в мире мно-

жество низших форм и каким образом в пределах каждого большого класса некоторые формы гораздо более высоко развиты, чем другие? Почему более высокоразвитые формы не вытеснили и не истребили повсеместно форм низших? Ламарк, убежденный в присущем всем органическим существам врожденном и неуклонном стремлении к совершенствованию, так сильно чувствовал это затруднение, что пришел к предположению о постоянном возникновении новых и простых форм путем самопроизвольного зарождения. Что бы ни предстояло раскрыть науке будущего, до настоящего времени она, однако, не подтвердила истинности этого предположения. С точки зрения нашей теории, продолжительное существование низших организмов не представляет никакого затруднения, так как естественный отбор, или выживание наиболее приспособленного, не заключает в себе неизбежного прогрессивного развития, он только использует такие изменения, которые возникают и оказываются полезными для каждого живого существа в сложных условиях его жизни. А спрашивается, какую пользу, насколько мы в состоянии о том судить, могли бы извлечь из более высокой организации инфузория, глист или даже земляной червь? А если в этом нет никакой пользы, то естественный отбор совсем не будет совершенствовать эти формы либо усовершенствует их в очень слабой степени, так что они сохранятся на бесконечные времена на их современном низком уровне организации. И геология свидетельствует, что некоторые из самых простейших форм (инфузории и корненожки) в течение громадных периодов времени сохранились приблизительно в их современном состоянии. Но было бы крайне опрометчиво предполагать, что большинство ныне существующих низших форм нисколько не подвинулось вперед с самой зари органической жизни, так как всякий натуралист, исследовавший какое-нибудь из этих существ, ныне классифицируемых как очень низкоорганизованные, конечно, бывал поражен их поистине изумительной и прекрасной организацией.

Почти те же замечания применимы, когда мы рассматриваем различные ступени (grades) организации в пределах одной большой группы; например, среди позвоночных одновременное существование млекопитающих и рыб, среди млекопитающих одновременное существование человека и утконоса, среди рыб — акулы и ланцетника (Amphioxus); последний по крайней простоте своего строения приближается к беспозвоночным. Но млекопитающие и рыбы едва ли конкурируют друг с другом; прогресс всего класса млекопитающих или определенных его групп до высшей ступени не поведет к замещению рыб млекопитающими. Физиологи полагают, что для высокой активности мозг должен снабжаться теплой кровью, а это требует воздушного дыхания; таким образом, живущие в воде теплокровные млекопитающие терпят ущерб, так как вынуждены постоянно подниматься на поверхность для дыхания. Среди рыб представители семейства акул, конечно, не будут вытеснять ланцетника: как сообщает Фриц Мюллер, на бесплодных песчаных берегах южной Бразилии совместно с ланцетником обитает и вступает с ним в конкуренцию только какой-то аномальный кольчатый червь. Три низших отряда млекопитающих, именно сумчатые, неполнозубые и грызуны, живут совместно с многочисленными

обезьянами в одной и той же области Южной Америки и, по всей вероятности, мало сталкиваются с ними. Хотя организация в целом подвинулась и продолжает во всем свете подвигаться, органическая лестница будет все же представлять различные ступени совершенства, потому что высокая подвинутость некоторых целых классов или некоторых групп каждого класса не влечет за собою обязательно вымирания тех групп, с которыми они непосредственно не вступают в конкуренцию. В некоторых случаях, как мы увидим далее, низкоорганизованные формы, по-видимому, сохранились до настоящего времени, потому что населяли ограниченные и своеобразные стации, где подвергались менее суровой конкуренции и где их малочисленность ослабила вероятность возникновения благоприятных вариаций.

В итоге я полагаю, что многочисленные низкоорганизованные формы существуют в настоящее время во всем мире по разным причинам. В некоторых случаях совсем не возникали благоприятные вариации или индивидуальные различия для естественного отбора, чтобы воздействовать на них и кумулировать их. По всей вероятности, ни в одном случае не было достаточно времени для достижения наивысшего уровня развития. В некоторых редких случаях было то, что можно назвать регрессом организации. Но главная причина заключается в том факте, что при очень простых жизненных условиях высокая организация бездействовала бы, возможно, была бы даже вредной, так как она была бы чувствительна, более подвержена расстройству и повреждению.

Обращаясь к истоку жизни, когда, надо думать, все органические существа обладали простейшим строением, можно спросить, как могли возникнуть первые ступени подвинутости или дифференцировки частей? [19]М-р Херберт Спенсер, вероятно, ответил бы: как только простой одноклеточный организм путем роста или деления превратился в многоклеточный или прикрепился к какому-либо субстрату, так тотчас же проявил свое действие сформулированный им, Спенсером, закон, что «гомологичные единицы любого порядка дифференцируются тем более, чем разнообразнее становятся их отношения к действующим на них силам».[19] Но так как мы не обладаем фактами, которые могли бы нами руководить, то умозрение по этому вопросу почти бесполезно. Было бы, однако, ошибкой предполагать, что не будет ни борьбы за существование, ни, следовательно, естественного отбора, пока не возникнет много форм: вариации у одного вида, населяющего изолированную стацию, могут оказаться полезны и, и, таким образом, вся масса особей может модифицироваться, или могут возникнуть две различные формы. Впрочем, как я уже заметил в конце своего «Введения», никто не должен удивляться тому, что многое по отношению к происхождению видов остается еще невыясненным, если принять во внимание всю глубину нашего незнания в области взаимных отношений между обитателями земного шара в настоящее время, а тем более в прошлом.

Конвергенция признака

М-р Г. Ч. Уотсон H. C. Watson) полагает, что я переоценил значение дивергенции признака (которое он, по-видимому, все же допускает) и что так называемая конвергенция также играла известную роль. Если каждый из двух видов, принадлежащих к двум различным, хотя и близким родам, произвел много новых и дивергентных форм, то вполне вероятно, что они могли настолько тесно сблизиться, что их пришлось бы включить в один общий род; таким образом, потомки двух различных родов слились бы в один. [20]Но во многих случаях было бы крайней опрометчивостью приписывать конвергенции общее и близкое сходство строения у модифицированных потомков широко различных форм. Форма кристалла определяется исключительно молекулярными силами, и неудивительно, что несходные вещества принимают иногда одну и ту же форму; по отношению же к органическим существам мы должны помнить, что форма каждого из них зависит от бесконечно сложных отношений, а именно: от возникших вариаций, причины которых слишком сложны, чтобы можно было их проследить; от свойств тех вариаций, которые сохранились или были отобраны, что зависит от окружающих физических условий, а еще в большей степени от окружающих организмов, с которыми каждое существо вступило в конкуренцию; и, наконец, от унаследования (элемента самого по себе непостоянного) в бесконечном ряде предков, формы которых в свою очередь определялись такими же сложными отношениями. Невероятно, чтобы потомки двух организмов, первоначально заметно между собой различавшихся, могли сблизиться в такой степени, которая привела бы к почти полной идентичности всей их организации. Если бы это происходило, то мы встретили бы одну и ту же форму, независимо от ее генетических связей, повторяющуюся в далеко отстоящих одна от другой геологических формациях; но совокупность геологических доказательств противоречит подобным предположениям.[20]

М-р Уотсон возражал также, что продолжительное действие естественного отбора с дивергенцией признака могло бы повести к образованию неопределенного количества видовых форм. Что касается одних только неорганических условий, то кажется вероятным, что достаточное количество видов оказалось бы скоро адаптированным ко всем значительным различиям в тепле, влажности и т. д., но вполне допускаю, что гораздо важнее этого взаимные отношения органических существ; а так как число видов в любой стране с течением времени увеличивается, то и органические условия жизни становятся более и более сложными. Следовательно, с первого взгляда кажется, что нет предела нарастанию полезного многообразия в строении, нет предела для числа видов, которые могли бы возникнуть. Мы не знаем, насколько даже самая богатая область вполне заполнена видами; на м. Доброй Надежды и в Австралии, где имеется такое изумительное число видов, многие европейские растения натурализованы. Но геология учит нас, что с начала третичного периода число видов моллюсков, а с его середины и число млекопитающих увеличилось не намного или даже вовсе не увеличилось. Что же задерживает безграничное увеличе-

ние числа видов? Общая сумма жизни (я не разумею под этим число видовых форм), возможная на известной территории, должна иметь предел, так как она в высокой степени зависит от физических условий; отсюда, если эта территория населена очень большим числом видов, то каждый или почти каждый из них может быть представлен только незначительным числом особей, а такие виды будут подвержены истреблению вследствие случайных колебаний климатических условий или численности их врагов. Процесс истребления в таких случаях должен идти быстро, между тем как образование новых видов — всегда медленно. Представьте себе такой предельный случай, что в Англии оказалось бы столько же видов, сколько особей, и первая жестокая зима или сухое лето истребили бы много тысяч видов. Редкие виды (а при условии неограниченного возрастания их числа все виды станут редкими), согласно неоднократно поясненному принципу, образуют в пределах известного периода мало полезных вариаций; отсюда самый процесс зарождения новых видов будет замедлен. Когда какой-нибудь вид становится очень редким, скрещивание в близких степенях родства будет содействовать его истреблению; некоторые авторы высказывали мнение, что в этом заключается причина вырождения зубра в Литве, красного оленя в Шотландии, медведя в Норвегии и пр. Наконец, — и это я считаю главным — доминирующий вид, уже победивший в конкуренции многие формы на их родине, будет склонен дальше распространяться и вытеснять многие другие. Альфонс Декандоль показал, что широко распространенные виды склонны обычно распространяться *очень* широко; следовательно, они будут обладать склонностью вытеснить и истребить некоторые виды в различных областях и, таким образом, будут задерживать беспредельный рост числа видовых форм на земле. Д-р Хукер недавно показал, что в юго-восточном углу Австралии, где, по-видимому, появилось много пришельцев из различных стран света, эндемичные австралийские виды значительно уменьшились в числе. Не берусь сказать, какое значение следует признать за этими различными влияниями, но, взятые в совокупности, они должны ограничивать в каждой стране тенденцию к беспредельному увеличению числа видовых форм.

Краткий обзор главы

Если при меняющихся условиях жизни органические существа представляют индивидуальные различия почти в любой части своей организации, а это оспаривать невозможно; если в силу геометрической прогрессии возрастания численности ведется жестокая борьба за жизнь в любом возрасте, в любой год или время года, а это, конечно, неоспоримо; если вспомнить бесконечную сложность отношений органических существ (как между собой, так и к их жизненным условиям), в силу которых бесконечное многообразие строения, конституции и привычек полезно для этих существ; если принять все это во внимание, то крайне невероятно, чтобы никогда не встречались вариации, полезные каждому существу для его

собственного благополучия, точно так же, как встречались многочисленные вариации, полезные для человека. Но если полезные для какого-нибудь органического существа вариации когда-либо встречаются, то особи, характеризующиеся ими, конечно, будут обладать наибольшей вероятностью сохранения в борьбе за жизнь, а в силу строгого принципа наследственности они обнаружат наклонность производить сходное с ними потомство. Этот принцип сохранения, или выживания наиболее приспособленного, я назвал Естественным отбором. Он ведет к улучшению каждого существа по отношению к органическим и неорганическим условиям его жизни и, следовательно, в большинстве случаев и к тому, что можно рассматривать как повышение организации. [21]Тем не менее просто организованные, низшие формы будут долго сохраняться, если они хорошо приспособлены к их простым жизненным условиям.[21]

На основании принципа наследования признаков в соответствующем возрасте естественный отбор может модифицировать яйцо, семя или молодой организм так же легко, как и организм взрослый. У многих животных половой отбор содействовал отбору обыкновенному, обеспечив самым сильным и наилучше адаптированным самцам наиболее многочисленное потомство.

Только на основании общего содержания и выводов из доказательств, приводимых в следующих главах, можно судить, действовал ли естественный отбор подобным образом, адаптируя многообразные формы жизни к их разнообразным условиям и стациям. Но мы уже видели, как он вызывает вымирание, а геология ясно показывает, как вымирание широко действовало в истории органического мира. Естественный отбор ведет также к дивергенции признака, потому что чем более органические существа дивергируют в строении, привычках и конституции, тем большее их число может просуществовать на данной территории; доказательство этому мы можем найти, обратив внимание на обитателей любого маленького клочка земли и на организмы, натурализованные в чужой стране. Следовательно, в процессе модификации потомства одного какого-нибудь вида и в процессе непрерывного напряжения сил всех видов для повышения своей численности вероятность успеха у потомков в их жизненных столкновениях будет тем больше, чем более многообразными они будут становиться. Таким образом, малые различия, отличающие разновидности одного вида, постоянно склонны разрастись до размеров больших различий между видами одного рода и даже до родовых различий.

Мы видели, что наиболее изменчивы виды обычные, широко распространенные и повсеместно расселенные, принадлежащие к сравнительно большим родам каждого класса; они склонны передать своим модифицированным потомкам то превосходство, которое делает их доминирующими в их родной стране. Естественный отбор, как только что было замечено, ведет к дивергенции признаков и значительному вымиранию менее усовершенствованных и промежуточных форм жизни. На основании этих принципов можно объяснить и природу родства, и обычно ясно выраженные различия между бесчисленными органическими существами каждого класса во всем мире. Поистине изумителен тот факт (хотя мы его не заме-

чаем, так он обычен), что все животные и все растения во все времена и повсюду связаны в группы, соподчиненные одна другой так, как это везде наблюдается, а именно: разновидности одного вида наиболее тесно связаны друг с другом; менее тесно и неравномерно связаны виды одного рода, образующие надвиды и подроды, еще менее близки между собою виды различных родов, связанных различными степенями взаимной близости и образующих подсемейства, семейства, отряды, подклассы и классы. Различные соподчиненные группы одного класса не могут быть расположены в один ряд, а скучиваются вокруг отдельных точек, которые в свою очередь группируются вокруг других точек, и так почти бесконечными кругами. Если бы виды были созданы независимо друг от друга, то для этой классификации невозможно было бы найти объяснение; но она объясняется наледственностью и сложным действием естественного отбора, влекущего за собой вымирание и дивергенцию признака, как показано на диаграмме.

Родство всех существ одного класса иногда изображают в форме большого дерева. Я думаю, что это сравнение очень близко к истине. Зеленые ветви с распускающимися почками представляют существующие виды, а ветви предшествующих лет соответствуют длинному ряду вымерших видов. В каждый период роста все растущие ветви образуют побеги по всем направлениям, пытаясь обогнать и заглушить соседние побеги и ветви точно так же, как виды и группы видов во все времена одолевали другие виды в продолжительном жизненном столкновении. Разветвления ствола, делящиеся на своих концах сначала на большие ветви, а затем на более и более мелкие веточки, были сами когда-то, когда дерево еще было молодо, побегами, усеянными почками; и эта связь прежних и современных почек, через посредство разветвляющихся ветвей, прекрасно представляет нам классификацию всех современных и вымерших видов, соединяющую их в соподчиненные друг другу группы. Из многих побегов, которые расцвели, когда дерево еще не пошло в ствол, сохранилось всего два или три, которые разрослись теперь в большие ветви, несущие остальные веточки; так было и с видами, живущими в давно прошедшие геологические периоды, — только немногие из них оставили по себе еще ныне живущих модифицированных потомков. С начала жизни этого дерева много более или менее крупных ветвей засохло и обвалилось; эти упавшие ветви различной величины представляют собой целые отряды, семейства и роды, не имеющие в настоящее время живых представителей и нам известные только в ископаемом состоянии. Кое-где, в развилине между старыми ветвями, пробивается тощий побег, уцелевший благодаря случайности и еще зеленый на своей верхушке; таков и какой-нибудь Ornithorhynchus или Lepidosiren, до некоторой степени соединяющий своим родством две большие ветви жизни и спасшийся от фатальной конкуренции благодаря защищенному местообитанию. Как почки в процессе роста дают начало новым почкам, а эти, если только сильны, разветвляются и заглушают многие слабые ветви, так, полагаю, было при воспроизведении и с великим Древом Жизни, наполнившим своими мертвыми опавшими сучьями кору земли и покрывшим ее поверхность своими вечно расходящимися и прекрасными ветвями.

Глава V

ЗАКОНЫ ВАРИАЦИИ

Последствия измененных условий. — Употребление и неупотребление в сочетании с естественным отбором; органы летания и зрения. — Акклиматизация. — Коррелятивная вариация.[1] — Компенсация и экономия роста. — Ложные корреляции. — Многократно повторяющиеся, рудиментарные и низкоорганизованные органы изменчивы. — Части, необыкновенно развитые, очень изменчивы. Видовые признаки более изменчивы, чем родовые; вторичные половые признаки изменчивы. — Виды одного рода варьируют аналогично. — Реверсии к давно утраченным признакам. — Краткий обзор.

До сих пор я иногда так выражался, будто вариации, столь распространенные и многообразные у органических существ при доместикации и в меньшей степени у них же в природе, были обусловлены случайностью. Это выражение, конечно, совершенно неверно. Но оно помогает осознать наше незнание причины каждой отдельной вариации. Некоторые авторы полагают, что в функции воспроизводительной системы входит образование индивидуальных различий или слабых уклонений в строении, так же как и сохранение сходства детей с родителями. Но тот факт, что уклоняющиеся формы и уродства встречаются чаще при доместикации, чем в природе, а также большая вариабельность, свойственная видам широко распространенным по сравнению с видами, имеющими ограниченную область распространения, приводят к заключению, что изменчивость обыкновенно связана с жизненными условиями, которым вид подвергался в течение нескольких последовательных поколений. В I главе я попытался показать, что перемена условий действует двояким образом: непосредственно на всю организацию или только на известные ее части и косвенно — через воспроизводительную систему. В каждом случае имеются два фактора: природа организма — наиболее важный из двух, и свойства действующих условий. Непосредственное действие перемен в условиях приводит к определенным и неопределенным результатам. В последнем случае вся организация как бы становится пластичной, и мы получаем флуктуирующую изменчивость, идущую в самых различных направлениях. В первом — природа организма такова, что он легко поддается действию известных условий, и все или почти все особи становятся однородно модифицированными.

Крайне трудно решить, как далеко в определенном направлении действовали перемены в таких условиях, как климат, пища и т. д. Есть основание думать, что с течением времени их результаты становились значительнее. чем можно доказать с полной очевидностью. Но мы можем быть уверены, что бесчисленные сложные коадаптации в строении, которые мы наблюдаем повсеместно в природе между различными органическими существами, нельзя приписать такому действию. В следующих случаях жизненные условия, по-видимому, вызывали некоторый слабый определенный результат: Э. Форбз (E. Forbes) утверждает, что раковины моллюсков, живущих на южной границе их распространения или в мелких водах, окрашены ярче, чем раковины того же вида на севере или на большей глубине; но это, по-видимому, не всегда верно. М-р Гулд (Gould) полагает, что птицы одного и того же вида окрашены ярче в условиях прозрачной атмосферы, чем на побережье или на островах; а Вулластон (Wollaston) убежден в том, что жизнь по соседству с морем воздействует на окраску насекомых. Мокен-Тандон (Moquin-Tandon) приводит перечень растений, которые, обитая близ берега моря, приобретают в известной степени мясистые листья, хотя в других местностях они не мясисты. [2]Эти слабо варьирующие организмы интересны, поскольку они представляют признаки, аналогичные тем, какими обладают виды, постоянно живущие в подобных условиях.[2]

Когда вариация хотя бы в слабой мере полезна обладающему ею организму, то мы не в состоянии сказать, в какой мере мы должны приписать это кумулирующему действию естественного отбора и в какой мере — определенному действию жизненных условий. Так, всем меховщикам хорошо известно, что у одного и того же вида мех тем гуще и лучше, чем севернее обитает животное; но кто может сказать, насколько это различие обусловлено тем, что теплее одетые особи, как обладающие преимуществом, сохранялись в течение многих поколений, и насколько — действием сурового климата? Ведь на шерсть наших домашних четвероногих климат, повидимому, оказывает некоторое непосредственное действие.

Можно привести примеры разновидностей одного вида, совершенно сходных друг с другом и возникших при внешних жизненных условиях, настолько различных, насколько можно себе представить; а с другой стороны — примеры различающихся между собой разновидностей, образовавшихся при внешних условиях, по-видимому, совершенно одинаковых.[3] К тому же каждому натуралисту известны бесчисленные примеры видов, сохраняющих свои признаки или совсем не изменяющихся, хотя и живут в наиболее резко различающихся климатических условиях. Подобного рода соображения и побуждают меня придавать меньше значения прямому действию окружающих условий, чем наклонности к варьированию, обусловленному совершенно неизвестными причинами.[4]

В одном только смысле жизненные условия, можно сказать, не только вызывают изменчивость прямо или косвенно, но и включают естественный отбор, а именно: эти условия определяют, переживет ли та или другая разновидность. Но когда отбор осуществляется человеком, мы ясно усматриваем, что эти две причины происходящих перемен различны: так или

иначе вызывается вариабельность, но только человек решает, какие вариации кумулировать в известных направлениях, и это последнее действие соответствует выживанию наиболее приспособленного в природе.

Последствия усиленного употребления и неупотребления органов, контролируемых естественным отбором

На основании фактов, приведенных в I главе, мне кажется, невозможно сомневаться в том, что у наших домашних животных употребление усилило и увеличило размеры некоторых органов, а неупотребление, наоборот, их уменьшило, а равно и в том, что подобные модификации передаются по наследству. В естественном состоянии мы не имеем необходимых образцов для сравнения, по которым мы могли бы судить о последствиях продолжительного употребления или неупотребления органов, так как нам неизвестны родоначальные формы, но многие животные обладают органами, строение которых всего лучше объясняется их неупотреблением. Как замечает проф. Оуэн, во всей природе нет большей аномалии, как птица, не могущая летать; и тем не менее их существует несколько. Южноамериканская толстоголовая утка может только хлопать крыльями по поверхности воды; крылья у нее почти в таком же состоянии, как у домашней айлесбёрской утки; замечательно, что, по наблюдениям м-ра Каннингема (Cunningham), молодые птицы могут летать, тогда как взрослые утратили эту способность. Крупные пасущиеся птицы редко летают, кроме тех случаев, когда спасаются от опасности; поэтому почти полное отсутствие крыльев у некоторых птиц, живущих или недавно живших на некоторых океанических островах, где нет хищных зверей, было вызвано, вероятно, их неупотреблением. Страус, правда, живет на континентах и подвергается опасностям, от которых он не в состоянии спастись полетом, но зато он защищается, лягаясь не хуже любого четвероногого. Мы можем предположить, что предок рода страусов походил образом жизни на дроф и что по мере увеличения размеров и веса его тела на протяжении ряда последовательных поколений его ноги употреблялись все более и более, а крылья — все менее, пока не стали неспособными к полету.

Керби (Kirby) заметил (и это совпадает с моим наблюдением), что лапки передних конечностей многих самцов у питающихся навозом жуков часто обломаны; он просмотрел 17 экземпляров в своей коллекции, и ни у одного из них не осталось и следов. У жука Onites apelles лапки настолько часто теряются, что насекомое описывалось как не имеющее этих частей. У некоторых других родов они имеются, но в рудиментарном состоянии. У священного жука египтян (Ateuchus) они полностью отсутствуют. Пока еще не убедительны доказательства наследования случайных увечий, но поразительные случаи наследственной передачи последствий операций, наблюдавшиеся Браун Секаром (Brown Séquard) у морских свинок, должны заставить нас быть осторожными при отрицании этого. Во всяком случае, вернее будет рассматривать полное отсутствие лапки у Ateuchus и ее недоразвитие у других родов не как случаи унасле-

дованных повреждений, но как последствия продолжительного их неупотребления; так как мы встречаем многочисленных навозных жуков обычно с обломанными лапками, то потеря их должна происходить в очень молодом возрасте, поэтому лапки у этих насекомых не могут иметь большого значения или часто употребляться.

В иных случаях мы легко можем приписать неупотреблению такие модификации в строении, которые полностью или главным образом вызваны отбором. М-р Вулластон (Wollaston) открыл замечательный факт, что из 550 видов жуков (теперь их известно уже больше), живущих на Мадейре, 200 настолько лишены крыльев, что совершенно не могут летать, и из 29 эндемичных родов не менее чем в 23 все виды находятся в этих условиях! Здесь важно учесть несколько фактов, а именно: во многих частях света жуки заносятся ветром в море и погибают; по наблюдениям м-ра Вулластона, жуки на Мадейре прячутся, пока ветер не уляжется и солнце не засияет; на сильно обдуваемых ветрами островах Дезерта относительная численность бескрылых жуков еще выше, чем на самой Мадейре; и в особенности тот необычный факт, на чем настаивает м-р Вулластон, что некоторые большие группы жуков, которые, безусловно, нуждаются в использовании своих крыльев и которые многочисленны во всех других странах, почти совершенно отсутствуют на Мадейре. Все эти соображения заставляют меня предполагать, что бескрылое состояние столь многочисленных мадейрских жуков зависит главным образом от действия естественного отбора (быть может, в сочетании с неупотреблением) по следующей причине: на протяжении многих последующих поколений каждая особь, которая меньше летала либо из-за некоторого недоразвития крыльев, либо из-за большей вялости поведения, обладала большей возможностью выжить, так как не заносилась ветром в море; а с другой стороны, те жуки, которые охотнее пускались летать, чаще заносились ветром в море и погибали.

Но у тех насекомых на Мадейре, которые кормятся, не ползая по земле, а, подобно жукам и бабочкам, питаются на цветках и вынуждены для добывания пищи пускать в дело свои крылья, последние, как полагает м-р Вулластон, не только не уменьшены, но даже увеличены. Это вполне совместимо с действием естественного отбора. Действительно, когда новое насекомое впервые появится на острове, тенденция естественного отбора уменьшить или увеличить его крылья будет зависеть от того, спасается ли бóльшая часть особей тем, что успешно борется против ветра, или тем, что уклоняется от этого и редко или совсем не летает. Так и с моряками, потерпевшими кораблекрушение близ берега: для хороших пловцов выгоднее плыть дальше, а для плохих вовсе не пытаться плыть, а держаться за обломки корабля.

Глаза у кротов и некоторых зарывающихся в землю грызунов по своим размерам представляются рудиментарными и в некоторых случаях совершенно покрыты кожей и шерстью. Такое состояние их глаз, по всей вероятности, зависит от постепенной редукции вследствие неупотребления, но подкреплялось, вероятно, действием естественного отбора. В Южной Америке один зарывающийся в землю грызун, туко-туко (Ctenomys),

ведет еще более подземный образ жизни, чем наш крот, и один испанец, часто ловивший их, рассказывал мне, что они нередко бывают слепы. Туко-туко, которого я держал живым, был действительно слеп, и, как показало вскрытие, причиной тому было воспаление мигательной перепонки. Так как частое воспаление глаз вредно для каждого животного и так как глаза несомненно не нужны животному с подземным образом жизни, то их уменьшение, сопровождаемое слипанием век и обрастанием шерстью, может быть в этом случае только полезным; а если так, то естественный отбор будет, конечно, содействовать последствиям неупотребления.

Известно, что некоторые животные, принадлежащие к самым различным классам и живущие в подземных пещерах Каринтии и Контукки, совершенно слепы. У некоторых ракообразных стебелек глаза сохранился, но самый глаз исчез — штатив телескопа сохранился, но телескоп с его стеклами потерян. Так как трудно предположить, чтобы глаза, хотя бы и бесполезные, могли оказаться так или иначе вредными для организмов, живущих в темноте, то их потерю следует приписать неупотреблению. У одного из этих слепых животных, а именно у пещерной крысы (Neotoma), два экземпляра которой были пойманы проф. Силлименом (Silliman) на расстоянии полумили от входа в пещеру и, следовательно, не в самом ее глубоком месте, глаза были блестящими и значительной величины; эти животные, как сообщает мне проф. Силлимен, когда их подвергали в течение примерно одного месяца действию постепенно усиливаемого света, приобрели способность смутно воспринимать предметы.[5]

Трудно вообразить более сходные жизненные условия, чем в глубоких известковых пещерах с почти одинаковым климатом; поэтому, согласно старому воззрению, по которому слепые животные были отдельно созданы для американских и европейских пещер, можно было бы ожидать, что по своей организации и родству они окажутся близко сходными. Но это, очевидно, не оправдывается, если сравнить обе фауны в их совокупности; Шиёдте (Schiödte) замечает по отношению к одним насекомым: «Мы, следовательно, должны видеть в этом явлении, взятом в целом, нечто исключительно местное, а в сходстве, обнаруживаемом между небольшим числом форм из Мамонтовой пещеры (в Кентукки) и из пещер Каринтии, можем усматривать только простое выражение того сходства, которое вообще существует между фауной Европы и Северной Америки». С моей точки зрения, мы должны допустить, что американские животные, обладавшие в большинстве обычным зрением, медленно, в течение последовательного ряда поколений, подвигались из внешнего мира все далее и далее в глубь пещер Кентукки; точно то же случилось и с европейскими животными в пещерах Европы. Мы имеем некоторые свидетельства в пользу этих градаций в образе жизни, так как Шиёдте замечает: «Мы, следовательно, рассматриваем подземные фауны как малые разветвления географически обособленных фаун примыкающих местностей, проникшие в глубь земли, и так как они распространялись в темноте, они были аккомодированы к окружающим условиям. Животные, мало отличающиеся от обычных форм, подготовляют переход от света к темноте. Далее следуют формы,

сконструированные для сумерков, и, наконец, формы, предназначенные для полного мрака, чье строение уже совершенно». Замечания Шиёдте, не следует забывать, относятся не к одному и тому же, а к различным видам. К тому времени, когда животное после ряда бесчисленных поколений достигло самых глубоких бездн, неупотребление глаз вызвало, на основании высказанного взгляда, более или менее полную их утрату, а естественный отбор осуществил другие изменения, например увеличение длины усиков или щупалец, как компенсацию слепоты. Несмотря на такие модификации, мы все же можем надеяться обнаружить родство пещерных животных Америки с остальными обитателями континента, а также животных из пещер Европы — с обитателями европейского континента. И это оправдывается по отношению к некоторым американским пещерным животным, как мне сообщил проф. Дэна; также и некоторые европейские пещерные насекомые представляют близкое родство с насекомыми окружающей страны. Было бы крайне трудно дать разумное объяснение этому родству между слепыми пещерными животными и другими обитателями обоих континентов, придерживаясь обычного взгляда об их независимом сотворении. Тот факт, что некоторые из обитателей пещер Старого и Нового Света должны быть тесно связаны, можно было предвидеть на основании хорошо известного родства большей части других их обитателей. Так как один слепой вид Bathyscia встречается в изобилии на тенистых скалах вдали от пещер, то потеря зрения у пещерных видов одного этого рода, вероятно, не связана с его тёмным местообитанием, так как насекомое, уже лишенное зрения, естественно, легче становится приспособленным к жизни в тёмных пещерах. Другой слепой род (Anophthalmus) представляет ту замечательную особенность, что, по наблюдениям м-ра Марри (Murray), его виды нигде еще не найдены помимо пещер, тем не менее виды, встречающиеся в различных пещерах Европы и Америки, различны; но, возможно, что предки этих различных видов в былое время, когда они еще были снабжены глазами, были распространены на обоих континентах и затем вымерли повсеместно, кроме своих современных уединенных убежищ. Неудивительно, что некоторые пещерные животные очень аномальны, как это заметил Агассиц (Agassiz) о слепой рыбе Amblyopsis, а что касается слепого протея и его отношения к европейским рептилиям, то я изумляюсь только тому, что не уцелело еще больше остатков древней жизни благодаря менее суровой конкуренции, которой подвергалось незначительное население этих мрачных убежищ.[6]

Акклиматизация

Естественные свойства растений наследственны, как например период цветения, время сна, необходимое для прорастания семян количество дождя и т. д.; это вынуждает меня сказать несколько слов об акклиматизации. Так как различные виды, принадлежащие к одному роду, очень часто обитают в жарких и холодных странах, акклиматизация легко осуществима, если верно, что все виды одного рода происходят от единственной

родоначальной формы. Хорошо известно, что каждый вид приспособлен к климату своей родной страны: виды арктического или даже умеренного пояса не выносят тропического климата, и наоборот. Так же и многие суккулентные растения не выдерживают влажного климата. Но степень адаптации видов к климату, в котором они обитают, часто преувеличивают. Мы вправе это заключить из следующего: часто невозможно предсказать, выдержит ли ввезенное растение наш климат, а также многие растения и животные, привезенные из самых различных стран, оказываются у нас вполне здоровыми. Мы имеем полное основание полагать, что в естественном состоянии виды в своем распространении строго ограничены конкуренцией с другими органическими существами, настолько же, если не более, чем адаптацией к тому или иному климату. Едва ли адаптация будет в большинстве случаев строго соответствующей: доказано по отношению к нескольким растениям, что они естественным путем привыкают до некоторой степени к различной температуре, т. е. акклиматизируются; так, например, сосны и рододендроны, выращенные из семян, которые д-р Хукер собрал от тех же самых видов, но растущих на различной высоте на Гималаях, обнаружили в Англии различную степень природной выносливости к холоду. М-р Туэйтс (Thwaites) сообщает мне, что он наблюдал сходные явления на Цейлоне; подобные же наблюдения были сделаны м-ром Уотсоном над европейскими видами растений, привезенных с Азорских островов в Англию; я мог бы привести и другие примеры. Что касается животных, то можно было бы привести несколько достоверных примеров, где виды в историческое время сильно расширили свою область распространения от теплых широт до более холодных, и наоборот; но мы не знаем наверное, были ли эти животные строго адаптированы к климату своей родины, хотя мы обычно считаем, что это так; мы не знаем также и того, акклиматизировались ли они специально с течением времени на своей новой родине, так что стали лучше приспособленными к ее условиям, чем были вначале.

Мы вправе сделать вывод, что наши домашние животные были первоначально выбраны нецивилизованным человеком за их полезные качества и потому, что могли легко размножаться в неволе, а вовсе не потому, что впоследствии оказались способными к широкому расселению; поэтому обычная поразительная способность наших домашних животных не только выносить самые различные климаты, но и сохранять при этом свою плодовитость (гораздо более трудное испытание) может служить аргументом в пользу того положения, что значительная часть и других животных, находящихся в настоящее время в естественном состоянии, могла бы легко существовать в очень различных климатах. Но мы не должны слишком широко применять этот аргумент, помня вероятное происхождение некоторых из наших домашних животных от нескольких диких видов; так, например, в наших домашних породах, быть может, смешана кровь какого-нибудь тропического и арктического волка. Хотя мышь и крыса не могут быть названы домашними животными, тем не менее они занесены человеком в различные страны света и имеют теперь более широкое распространение, чем какой бы то ни было другой грызун; они живут в холодном кли-

мате Фарерских островов на севере и Фолклендских островов на юге, а равно и на многих островах жаркого пояса. Следовательно, адаптация к какому-нибудь специальному климату может рассматриваться как качество, легко прививающееся на почве врожденной значительной гибкости конституции, что присуще большинству животных. С этой точки зрения, следует расценить способность самого человека и его домашних животных выносить самые разнообразные климаты, а также и тот факт, что вымершие слоны и носороги выносили прежде климат ледникового периода, между тем как современные виды их по своим привычкам исключительно тропические или субтропические; эти факты следует рассматривать не как аномалии, но как примеры весьма обычной гибкости конституции, приводившейся в действие при особых обстоятельствах.

В какой мере акклиматизация вида к известному климату обусловлена только его привычкой, в какой мере естественным отбором разновидностей различной природной конституции и, наконец, в какой мере совокупностью обеих причин — все это пока еще тёмный вопрос. То, что образ жизни или привычка оказывают некоторое влияние, убедило меня как из-за аналогии, так и из-за встречающихся в агрономических сочинениях, начиная с древнейших китайских энциклопедий, постоянных советов соблюдать крайнюю осторожность при перевозке животных из одной области в другую. Так как невероятно, чтобы человек успел отобрать такое значительное число пород и подпород с конституцией, специально адаптированной к каждой из занимаемых ими областей, то этот результат, я полагаю, обусловлен привычкой. С другой стороны, естественный отбор неизбежно должен быть склонным к сохранению особей, рождавшихся с конституцией, наиболее приспособленной к тем странам, в которых они жили. В специальных сочинениях, посвященных тому или другому культурному растению, упоминается, что некоторые разновидности легче выдерживают определенный климат, чем другие; это особенно разительно обнаруживается в издаваемых в Соединенных Штатах трудах по плодоводству, где обыкновенно одни разновидности рекомендуются для северных, а другие для южных штатов; а так как бо́льшая часть этих разновидностей — новейшего происхождения, то, очевидно, своими различиями в конституции они не могут быть обязаны привычке. Иерусалимская груша, которая никогда не разводилась в Англии семенами и, следовательно, не образовывала новых разновидностей, приводилась в доказательство невозможности самого факта акклиматизации, так как растение это и теперь так же чувствительно, как и всегда было! С той же целью и с большим основанием часто приводился и пример турецких бобов; но до тех пор нельзя утверждать, что опыт был проведен, пока кто-нибудь не попробует высевать свои бобы в течение по крайней мере 20 поколений так рано, чтобы бо́льшая часть их погибла от мороза, не соберет затем семян с выживших экземпляров, тщательно избегая при этом случайных скрещиваний, и не получит вторично семян от этих сеянцев, соблюдая те же предосторожности. И не следует думать, что никогда не появлялись какие-либо различия в конституции у сеянцев турецких бобов; указания на то, как различна бывает выносливость разных проростков этого растения,

встречаются в печати, и я сам наблюдал разительные примеры этого факта.

В общем мы можем прийти к заключению, что привычка или употребление и неупотребление в некоторых случаях играли значительную роль в модификации конституции и строения, но их последствия широко сочетались с естественным отбором врожденных вариаций, а иногда оказывались всецело ему подчиненными.

Коррелятивная вариация

Под этим выражением я разумею, что вся организация во время роста и развития внутренне связана, и когда слабые вариации встречаются в какой-нибудь одной части и кумулируются путем естественного отбора, другие части оказываются модифицированными. Это крайне важный вопрос, еще неясно понимаемый, и, без сомнения, целые категории совершенно различных фактов могут быть здесь легко смешаны. Мы прежде всего убедимся, что простая наследственность нередко производит ложное впечатление корреляции. Одним из наиболее очевидных случаев является тот факт, что вариации в строении, возникающие у молоди или личинок, естественно, склонны повлиять на строение взрослого животного. Различные гомологичные части тела, которые в раннем эмбриональном периоде идентичны по строению и по необходимости подвергаются одинаковым условиям, по-видимому, особенно склонны изменяться одинаковым образом; это наблюдается в правой и левой сторонах тела, изменяющихся совершенно одинаково, в передних и задних ногах и даже конечностях и челюстях, изменяющихся совместно, так как нижняя челюсть, по мнению некоторых анатомов, гомологична конечностям. Эти тенденции, без сомнения, могут быть вполне или отчасти превзойдены действием естественного отбора; так, например, известен случай целой семьи оленей с рогами на одной только стороне; и если бы эта особенность могла принести какую-нибудь пользу, она, вероятно, могла бы постоянно сохраняться отбором.

Гомологичные части, как это было замечено некоторыми авторами, имеют наклонность к срастанию; это часто наблюдается у уродливых растений, и нет ничего более обыкновенного, чем срастание гомологичных образований в нормальных формах, как например срастание лепестков в трубку. Части твердые, по-видимому, воздействуют на смежные с ними мягкие части; некоторые авторы полагают, что разнообразие в форме таза у птиц вызывает замечательное разнообразие в форме их почек. Другие полагают, что у человека форма таза матери влияет, через оказываемое им давление, на форму головы у ребенка. У змей, по мнению Шлегеля (Schlegel), форма тела и способ глотания пищи определяют положение и форму некоторых важных внутренних органов. Характер этой связи часто совершенно темен. Г-н Исидор Жоффруа Сент-Илер настаивал на том, что некоторые уродства часто, а другие, наоборот, редко сопутствуют друг другу, хотя мы не в состоянии дать этому факту какое бы то ни было объяснение. Что может быть более странного, чем связь у кошек между пол-

ной белизной шерсти и голубыми глазами, с одной стороны, и глухотой — с другой, или между так называемым цветом черепахового щита и женским полом; или же у голубей — между оперением ног и перепонкой между наружными пальцами или между степенью опушения у только что вылупившегося птенца и будущим цветом его оперения; или, наконец, связь между шерстью и зубами голой турецкой собаки, хотя здесь, без сомнения, играет роль и гомология. Что касается этого последнего случая корреляции, то, я полагаю, едва ли можно признать случайностью, что два отряда млекопитающих, наиболее аномальные по своему кожному покрову, именно Cetacea (киты) и Edentata (броненосцы, ящеры и др.), в то же время наиболее аномальны и по своим зубам; впрочем, м-р Майварт (Mivart) отметил такое количество исключений из этого правила, что оно имеет мало значения.

Я не знаю примера, более удобного для пояснения важности законов корреляции и изменчивости независимо от полезности и, следовательно, от естественного отбора, как различие между внутренними и наружными цветками соцветий сложноцветных и зонтичных растений. Каждому знакомо различие между лучевыми и срединными цветками, например у маргаритки, и это различие нередко сопровождается частичным или полным недоразвитием органов воспроизведения. Но у некоторых из этих растений семена также представляют различия в форме и строении поверхности. Эти различия иногда приписывались давлению листочков обвертки на цветки или их взаимному давлению, и форма семян в лучевых цветках некоторых сложноцветных оправдывает это объяснение; но у зонтичных, как сообщает мне д-р Хукер, далеко не те виды, которые обладают наиболее скученными соцветиями, отличаются наибольшим различием между наружными и внутренними цветками. Можно бы подумать, что развитие лучевых лепестков, отвлекая питательные вещества от органов воспроизведения, вызывает их недоразвитие; но это едва ли единственная причина, так как у многих сложноцветных семена наружных и внутренних цветков различаются между собой, несмотря на отсутствие различия в венчиках. Может быть, эти различия находятся в связи с различием в притоке питательных веществ к срединным и краевым цветкам: мы знаем, по крайней мере, что у растений с несимметричными цветками цветки, находящиеся ближе к оси, более подвержены пелоризации, т. е. становятся ненормально симметричными. Я могу прибавить, как пример такого рода поразительной корреляции, что у многих пеларгоний два верхних лепестка у срединного цветка в соцветии нередко теряют свои тёмные пятна, и в этих случаях прилежащий нектарник остается совершенно недоразвитым; таким образом, срединный цветок становится пелорическим, или правильным. Когда же темное пятно отсутствует только у одного из двух верхних лепестков, то и нектарник не полностью недоразвивается, а лишь значительно укорачивается.

По отношению к развитию венчика весьма вероятно предположение Шпренгеля (Sprengel), что лучевые цветки служат для привлечения насекомых, деятельность которых крайне выгодна или даже необходима для оплодотворения этих растений; а если так, то естественный отбор мог про-

явить здесь свое действие. Но по отношению к семенам представляется невозможным, чтобы различия в их форме, не всегда находящиеся в соотношении с какими-нибудь различиями в венчиках, могли быть каким-нибудь образом полезны; и, однако, у зонтичных эти различия, очевидно, весьма важны: семена иногда являются ортоспермными (orthospermeal) в краевых цветках и целоспермными (coelospermeal) в центральных цветках, а, как известно, старший Декандоль положил эти признаки в основу своего деления всего порядка. Отсюда модификации в строении, признаваемые систематиками за весьма важные, могут зависеть исключительно от законов вариации и корреляции, не представляя, насколько мы можем о том судить, ни малейшей пользы для вида.

Мы можем нередко ошибочно приписать коррелятивной вариации такие черты строения, общие целым группам видов, которые в действительности просто зависят от наследственности: отдаленный предок мог приобрести посредством естественного отбора какую-нибудь одну модификацию в своем строении, а затем через тысячи поколений — какую-либо другую, независимую от первой; и эти две модификации, будучи переданы целой группе потомков с различным образом жизни, естественно, представлялись бы нам как бы находящимися в необходимой корреляции. Некоторые другие корреляции, по-видимому, могут происходить исключительно благодаря деятельности естественного отбора. Так, например, Альфонс Декандоль показал, что семена, снабженные летучками, никогда не встречаются в нерастрескивающихся плодах; я бы объяснил это правило исходя из того, что естественный отбор не мог бы вызвать постепенного образования семян с летучками без того, чтобы коробочки раскрывались; только в этом случае семена, которые были лучше адаптированы к переносу ветром, могли бы получить преимущество над другими, менее приспособленными к широкому рассеиванию.

Компенсация и экономия роста

Жоффруа старший и Гёте почти одновременно провозгласили свой закон компенсации или уравновешивания роста, который Гёте выразил так: «Природа вынуждена экономить в одном направлении, чтобы расходовать в другом». Я полагаю, что это до известной степени правильно в отношении наших домашних форм: если питательные соки притекают в избытке к одной части или органу, то они редко притекают, во всяком случае в избытке, к другой части; так, трудно добиться, чтобы корова давала много молока и легко жирела. Одни и те же разновидности капусты не дают обильной и питательной листвы и в то же время обильного сбора семян, содержащих масло. Когда в наших плодах семена атрофируются, плоды выигрывают в величине и качестве. У наших кур большой хохол перьев на голове сопровождается обычно уменьшением гребня, а большая бородка — уменьшением сережек. Едва ли можно утверждать, что закон этот имеет универсальное применение к видам в естественном состоянии; но многие хорошие наблюдатели, преимущественно ботаники, убеждены

в его истинности. Я все же не стану приводить здесь примеров, так как почти не вижу возможности провести различие между последствиями двух процессов: с одной стороны, значительное развитие органа посредством естественного отбора и недоразвитие другого, соседнего органа по той же причине или путем неупотребления и, с другой стороны, действительное отвлечение питательного материала от одного органа благодаря усиленному росту другого, с ним смежного.

Я подозреваю также, что некоторые выдвигавшиеся в качестве примеров случаи компенсации, а равно и некоторые другие факты охватываются более общим принципом, состоящим в том, что естественный отбор постоянно склонен экономить каждую часть организации. Если при перемене жизненных условий ранее полезный орган становится менее полезным, то уменьшение его благоприятно, так как для особи будет полезно не тратить питательного материала на построение бесполезной части. Только с этой точки зрения я могу объяснить себе факт, который крайне поразил меня при изучении усоногих раков (Cirripedia) и для которого я мог бы привести много других аналогичных ему примеров, а именно: когда один усоногий рак паразитирует в теле другого и тем самым защищен, он утрачивает полностью или отчасти свою раковину или головогрудной щит. Мы встречаем это у самца Ibla и в поразительной форме у Proteolepas; головогрудной щит у всех других усоногих состоит из трех крайне важных передних сегментов громадно развитой головы и снабжен сильными мускулами и нервами, но у паразитирующего и защищенного Proteolepas вся передняя часть головы редуцирована до ничтожного рудимента, прикрепленного к основанию хватательных антенн. В таком случае избавление от большого и сложного органа, сделавшегося излишним, будет бесспорным преимуществом для каждой последующей особи данного вида, так как в борьбе за жизнь, которой подвергаются все животные, каждое из них получит возможность сохраниться путем уменьшения бесполезной траты пищи.

Таким образом, естественный отбор, как я полагаю, будет иметь склонность с течением времени редуцировать любую часть организации, как только благодаря переменам в образе жизни она сделается излишней; при этом он не вызывает каким бы то ни было образом усиленного развития в соответствующей степени какой-либо другой части. И наоборот, естественный отбор может весьма преуспевать в усиленном развитии одного органа, не нуждаясь в качестве обязательной компенсации в редукции какой-нибудь смежной с ним части.

Многократно повторяющиеся, рудиментарные и низкоорганизованные органы изменчивы

По-видимому, должно признать за правило, как это заметил Исидор Жоффруа Сент-Илер: когда часть или орган как у видов, так и у разновидностей многократно повторяется у одной и той же особи (например, позвонки у змей, тычинки в полиандрических цветках), — число их вари-

абельно; если та же часть или орган встречается в меньшем числе, она постоянна. Тот же ученый и некоторые ботаники далее заметили, что многократно повторяющиеся части до крайности вариабельны и в своем строении. Так как «вегетативное повторение», — если воспользоваться здесь этим выражением проф. Оуэна, — представляется признаком низкой организации, то высказанные только что положения соответствуют более широко распространенному мнению натуралистов, а именно: существа, стоящие на низших ступенях лестницы природы, более изменчивы, чем высшеорганизованные существа. Низкая организация здесь, как известно, означает, что некоторые ее части слабо специализированы в выполнении особых функций; а пока одна и та же часть выполняет разнообразную работу, нам, пожалуй, понятно, почему она должна оставаться изменчивой, т. е. почему естественный отбор не предупреждал или не устранял малейшие уклонения в форме с такой тщательностью, как это наблюдается в том случае, когда известная часть служит для какого-нибудь специального назначения. Точно так же нож, которым режут всевозможные предметы, может быть почти любой формы, тогда как инструмент для особого назначения должен иметь и особую форму. Естественный отбор — этого никогда не следует забывать — действует только на пользу данного существа и через посредство этой пользы.

Части рудиментарные, по всеобщему признанию, крайне изменчивы. К этому вопросу нам еще придется вернуться; здесь я только замечу, что их изменчивость, по-видимому, является результатом их бесполезности, вследствие чего естественный отбор не в состоянии препятствовать появлению уклонений в их строении.[7]

Часть, чрезмерно или исключительным образом развития у какого-нибудь вида по сравнению с этой же частью у близких видов, обнаруживает наклонность к сильной изменчивости

Несколько лет назад я был очень поражен одним замечанием в этом смысле, сделанным м-ром Уотерхаузом. По-видимому, и проф. Оуэн пришел к сходному заключению. Но безнадежно пытаться убедить когонибудь в несомненности этого положения, не приведя длинных рядов фактов, которые мною собраны и которые, конечно, не могут быть здесь приведены. Я могу только высказать здесь свое убеждение в том, что это — всеобщее правило. Мне известны различные источники возможных ошибок, но я принял их, надеюсь, во внимание. Необходимо отметить, что это правило ни в коем случае не относится к части, как бы необычайно она ни была развита, если она не оказывается необычайно развитой у одного или нескольких видов по сравнению с той же частью у многих других близкородственных видов. Таким образом, крыло летучей мыши — орган крайне ненормальный в классе млекопитающих, но к нему правило это не может быть применено, так как вся группа летучих мышей обладает крыльями; оно было бы применимо только в том случае, если бы один

какой-нибудь вид имел крылья, удивительным образом развитые по сравнению с другими видами того же рода. Правило особенно строго применимо ко вторичным половым признакам, когда они выглядят в каком-нибудь отношении необыкновенными. Термин «вторичные половые признаки» Хантер (Hunter) относит к тем признакам, которые свойственны одному полу, но не связаны непосредственно с актом воспроизведения. Правило применимо к самцам и к самкам, но к последним в меньшей степени, так как они реже отличаются заметными вторичными половыми признаками. Применимость этого правила с такой очевидностью ко вторичным половым признакам, быть может, зависит от сильно выраженной изменчивости этих признаков, независимо от того, действительно ли они представляются в чем-то необычными; в этом факте, я полагаю, едва ли можно сомневаться. Но ясно видно, на примере гермафродитных усоногих, что наше правило не ограничивается только вторичными половыми признаками; изучая этот отряд, я специально имел в виду это замечание м-ра Уотерхауса и вполне убежден, что правило это почти всегда оправдывается. В другой работе я приведу список наиболее замечательных случаев, а здесь ограничусь одним примером, поясняющим правило в его самом широком применении. Створки крышечки (operculum) сидячих усоногих (морских желудей) относятся к структурам крайне важным, в полном смысле этого слова, и они очень мало различаются даже у различных родов; но у некоторых видов рода Pyrgoma эти створки представляют изумительное разнообразие; гомологичные створки у различных видов оказываются иногда совершенно непохожими по своей форме и степень различия у особей одного и того же вида так велика, что, не впадая в преувеличение, можно сказать, что разновидности одного вида различаются по признакам этих важных органов более, чем виды, принадлежащие к другим различным родам.

Так как у птиц особи одного вида, живущие в одной и той же стране, различаются весьма мало, то я обратил на них особое внимание, и правило, конечно, оправдывается в применении и к этому классу. Я не мог убедиться, применимо ли это правило к растениям, и это, конечно, значительно поколебало бы мою веру в его истинность, если бы только большая изменчивость вообще у растений не делала особенно затруднительной сравнение относительных степеней их изменчивости.

Когда мы видим, что какой-нибудь орган (или часть) развит у известного вида удивительным образом или в необычайной степени, справедливо предположить, что он имеет важное значение для вида; и тем не менее именно в этих случаях он особенно подвержен изменчивости. Но почему это так? Я не вижу объяснения этому, если исходить из той точки зрения, что каждый вид со всеми его частями в современном состоянии создан независимо от других. Но на основании того, что группы видов происходят от некоторых других видов и были модифицированы путем естественного отбора, мне кажется, можно пролить некоторый свет на этот вопрос. Прежде всего позвольте мне сделать несколько предварительных замечаний. Если у наших домашних животных одна какая-нибудь часть или всё животное будут находиться в пренебрежении и отбор не будет к ним при-

меняться, то эта часть (как, например, гребень у доркингских кур) или вся порода утратят свой однородный характер; порода, можно сказать, начнет вырождаться. В рудиментарных органах и тех, которые слабо специализировались для какого-нибудь особого назначения, а возможно, и в группах полиморфных, мы видим почти параллельный этому случай, так как здесь естественный отбор либо не мог вступить, либо просто не вступил в полное действие, и, таким образом, организация осталась в неустойчивом состоянии. Но нас здесь особенно интересует, что экстерьер наших домашних животных, подвергающихся в настоящее время быстрому преобразованию путем продолжительного отбора, также чрезвычайно склонен к изменению. Взгляните на особей одной и той же породы голубей, и вы обнаружите удивительную глубину различий в клювах турманов, в клювах и сережках почтового, в общем облике и хвосте трубастого голубя и т. д.; и это как раз те черты строения, на которые преимущественно обращено внимание английских любителей. Даже в пределах одной подпороды, как например у коротколювого турмана, крайне трудно разводить птиц, близких к совершенству, так как многие уклоняются от стандарта в весьма широкой степени. Поистине можно сказать, что происходит непрерывная борьба между наклонностью возвращаться к менее совершенному состоянию, равно как и врожденной наклонностью к новым вариациям, — с одной стороны, и силой неукоснительного отбора, поддерживающего чистоту породы, — с другой. В конце концов, одолевает отбор, и мы никогда не опасаемся потерпеть настолько неудачу, чтобы от хорошего коротколювого турмана получилась такая грубая птица, как турман обыкновенный. Но на протяжении всего времени пока успешно действует отбор, можно всегда ожидать значительную степень изменчивости в тех частях, которые подвергаются модификации.[8]

А теперь вернемся к природе. Когда какая-нибудь часть организации развивалась исключительным образом у одного вида сравнительно с другими видами того же рода, мы можем заключить, что эта часть подверглась экстраординарной величине модификации уже после того, как различные виды ответвились от общего предка всего рода. Этот период редко бывает очень отдаленным, так как лишь немногие виды сохраняются долее одного геологического периода. Необычайный размер модификации предполагает также длительную изменчивость, непрерывно кумулируемую естественным отбором на пользу вида. Но так как изменчивость чрезмерно развитой части или органа была так велика и так продолжительна не в очень отдаленном периоде, можно, как общее правило, ожидать, что подобным частям свойственна изменчивость в большей мере, чем остальным частям организации, остававшимся в течение более длительного периода почти константными. Я убежден в справедливости этого. Я не вижу оснований сомневаться в том, что борьба между естественным отбором, с одной стороны, и наклонностью к реверсии и изменчивости — с другой, со временем прекратится, а также, что наиболее ненормально развитые органы могут сделаться постоянными. Отсюда, если орган, как бы ненормален он ни был, передан приблизительно в одном и том же состоянии многим модифицированным потомкам, как это было с крыльями летучей мыши,

он должен был, согласно нашей теории, просуществовать в течение громадных периодов времени почти в том же состоянии, и, таким образом, он сделался не более изменчивым, чем всякое другое образование. Только в тех случаях, когда модификация была сравнительно недавней и очень значительной, можно ожидать, что все еще наблюдается в высокой степени выраженная генеративная изменчивость, как мы могли бы ее назвать. В этом случае изменчивость до сих пор редко фиксировалась в определенном направлении продолжительным отбором особей, изменяющихся в требуемых направлении и размере, и продолжительным устранением особей, склонных возвратиться к прежнему менее модифицированному состоянию.

Признаки видовые более изменчивы, чем родовые

Принцип, обсужденный в предшествующем разделе, может быть применен и к данному вопросу. Общеизвестно, что видовые признаки более изменчивы, чем родовые. Поясним это на простом примере: если бы в более крупном роде растений некоторые виды имели синие цветки, а другие — красные, то окраска была бы только видовым признаком, и никого не удивило бы, если бы один из синих видов изменился в красный, или наоборот; но если бы все виды имели синие цветки, то окраска была бы родовым признаком, и ее изменение представлялось бы уже явлением более необыкновенным. Я выбрал этот пример потому, что к нему неприменимо объяснение, обычно предлагаемое большинством натуралистов, а именно, что видовые признаки более изменчивы, чем родовые, так как они относятся к частям, менее важным в физиологическом отношении, чем те, на основании которых обычно устанавливаются роды. Я полагаю, что это объяснение отчасти верно, хотя не в прямом смысле; к этому я вернусь в главе, посвященной классификации. Было бы почти излишним приводить факты в подтверждение того, что обычные видовые признаки более изменчивы, чем родовые, но по отношению к признакам, существенно важным, я неоднократно подмечал в естественноисторических трудах следующее: если автор с изумлением замечает, что какой-либо важный орган (или часть), обычно весьма постоянный у большой группы видов, значительно *различается* у близкородственных видов, то нередко оказывается *изменчивым* у различных особей этого вида. А этот факт доказывает, что когда признак, имеющий вообще значение родового, опускается в своем значении и приобретает значение лишь видового признака, он часто становится изменчивым, хотя физиологическая важность его остается прежней. Нечто подобное оказывается применимым и к уродствам: по крайней мере. Исидор Жоффруа Сент-Илер, по-видимому, не сомневается в следующем: чем более нормальный орган различается у видов одной группы, тем более он подвержен аномалиям у отдельных особей.

На основании обычного воззрения, по которому виды были независимо сотворены, почему определенная часть строения, отличающаяся от той же части других независимо сотворенных видов этого рода, должна быть более изменчивой, чем другие части, близко сходные у различных видов?

Я не вижу возможности дать какое бы то ни было объяснение. Но с той точки зрения, что виды — только более резко выраженные и более постоянные разновидности, мы часто вправе ожидать, что у них продолжают еще варьировать части их организации, которые начали варьировать в сравнительно недавний период и таким образом приобрели свои различия. Иначе говоря, признаки, по которым все виды одного рода между собою сходны и которыми они отличаются от близких родов, называются родовыми; эти признаки можно отнести за счет унаследования их от общего предка; только в очень редких случаях естественный отбор совершенно одинаковым образом мог модифицировать разные виды, приспособленные к более или менее различному образу жизни. Так как эти так называемые родовые признаки были унаследованы еще до того периода, когда несколько видов впервые ответвились от своего общего предка и впоследствии совсем не варьировали или стали варьировать лишь в слабой степени, то и невероятно, чтобы они варьировали в настоящее время. С другой стороны, признаки, которыми виды одного и того же рода различаются между собой, называются видовыми; и так как эти видовые признаки варьировали и сделались различными уже после того периода, когда виды ответвились от своего общего предка, то, вероятно, они часто и теперь еще должны быть до некоторой степени изменчивыми — во всяком случае более изменчивыми, чем те части организации, которые за очень длинный период оставались постоянными.

Вторичные половые признаки изменчивы

Я полагаю, что натуралисты позволят мне не вдаваться в подробности и согласятся с тем, что вторичные половые признаки очень изменчивы. Они согласятся и с тем, что виды одной группы более различаются между собой своими вторичными половыми признаками, чем другими чертами своей организации; сравните, например, степень различия между самцами куриных птиц (у которых вторичные половые признаки так сильно выражены) со степенью различия между самками. Причина первоначальной изменчивости этих признаков неясна, но мы можем объяснить себе, почему они не сделались такими постоянными и однородными, как другие признаки: они кумулируются половым отбором, который действует менее сурово, чем обычный отбор, так как он не влечет за собой смерть, а только ограничивает потомство менее предпочитаемого самца. Какова бы, однако, ни была причина изменчивости вторичных половых признаков, они изменчивы в высокой степени, половому отбору предоставлен широкий простор для действия, и он мог вследствие этого сообщить видам данной группы бо́льшую степень различия в этом отношении, чем в других.

Замечателен тот факт, что вторичные различия между двумя полами одного вида обнаруживаются обыкновенно в тех же частях организации, которыми различаются между собою и виды того же рода. В подтверждение этого факта я приведу первые попавшиеся два примера, которые у меня имеются, и так как различия в этих случаях весьма необыкновенного

характера, отношение едва ли может быть случайным. Одинаковое число члеников в лапке — признак, общий для очень больших групп жуков; но у Engidae, как заметил Уэствуд (Westwood), число их сильно колеблется, и в то же время оно различно у обоих полов одного вида. Точно так же у роющих перепончатокрылых жилкование крыльев — признак, общий для больших групп, и потому крайне важный, но у некоторых родов жилкование различно у различных видов, а равно и у двух полов одних и тех же видов. Сэр Дж. Лаббок (J. Lubbock) недавно заметил, что некоторые мелкие ракообразные представляют прекрасный пример этого закона: «У Pontella, например, половыми признаками являются главным образом передние антенны и пятая пара ног; видовые различия также представлены главным образом этими органами». Это отношение вполне ясно с точки зрения моей теории: для меня все виды одного рода так же несомненно происходят от общего предка, как и два пола одного и того же вида.[9] Отсюда, если какая-нибудь часть строения общего предка или его ближайших потомков стала изменчивой, в высшей степени вероятно, что вариации будут использованы естественным и половым отбором, чтобы приспособить различные виды к соответственным местам в экономии природы или приспособить оба пола одного вида друг к другу, или, наконец, самцов к борьбе друг с другом за обладание самками.

Итак, я прихожу к заключению, что нижеследующие принципы тесно связаны между собой, а именно: большая изменчивость видовых признаков, т. е. тех, которыми один вид отличается от другого, по сравнению с признаками родовыми, т. е. теми, которыми обладают все виды одного рода; часто встречающаяся высокая степень изменчивости той части тела, которая у какого-либо вида развита исключительным образом по сравнению с той же частью у других видов того же рода, и слабая степень изменчивости необычайно развитой части, если она является общей для целой группы видов; большая изменчивость вторичных половых признаков и их значительное различие у близкородственных видов; наконец, вторичные половые и обычные видовые различия обнаруживаются обычно в одних и тех же частях организации. Все эти принципы определяются главным образом следующим: виды одной группы являются потомками одного общего предка, от которого они унаследовали многое в их общности: недавно и глубоко варьировавшиеся части будут более способны все еще продолжать варьировать, чем части, давно унаследованные и не варьировавшие; соответственно длительности истекшего времени естественный отбор более или менее полно пересилит тенденцию к реверсии и дальнейшей изменчивости; половой отбор действует не так строго, как отбор обыкновенный; вариации одних и тех же частей кумулированы действием естественного и полового отбора и таким образом приспособлены к вторично-половому и обычному их назначению.

Различные виды представляют аналогичные вариации, вследствие чего разновидность какого-либо вида нередко приобретает признак, свойственный родственному виду, или возвращается к некоторым признакам более раннего предка

Эти положения более понятны применительно к нашим домашним расам. Самые различные породы голубей в отдаленных друг от друга странах представляют подпороды с взъерошенными перьями на голове и с перьями на ногах; признаками этими не обладает исходный скалистый голубь; это, следовательно, аналогичные вариации у двух или большего числа рас. Часто встречающиеся 14 или даже 16 хвостовых перьев у дутыша можно рассматривать как вариацию, соответствующую нормальному строению другой подпороды — трубастого голубя. Я полагаю, никто не сомневается, что все подобные аналогичные вариации обязаны своим происхождением унаследованной различными породами голубей от общего предка одинаковой конституции и наклонности к варьированию при воздействии одинаковых, нам неизвестных влияний. В растительном царстве есть случай аналогичной вариации в виде утолщенных стеблей, обыкновенно называемых корнями, у шведского турнепса и у Ruta baga — растения, которые некоторыми ботаниками считаются разновидностями, возникшими от одного общего предка при разведении; но если это предположение неверно, то мы будем и здесь иметь случай аналогичной вариации у двух так называемых различных видов; а к ним можно присоединить и третий, именно обыкновенную репу. Согласно обычному воззрению, по которому каждый вид создан независимо от других, мы должны сходство в утолщении стеблей этих трех растений приписать трем отдельным, хотя и тесно связанным, актам творения, а не vera causa (истинной причине), а именно их общему происхождению и проистекающей отсюда наклонности варьировать одинаковым образом.[10] Много подобных случаев аналогичной вариации наблюдал Ноден (Naudin) в обширном семействе тыквенных и различные авторы — у наших злаков. Подобные же случаи, встречающиеся у насекомых в естественных условиях, недавно были с большим искусством рассмотрены м-ром Уолшем (Walsh), сгруппировавшим эти явления под названием закона единообразной изменчивости.[10]

Однако у голубей мы встречаем и другой случай, именно появление время от времени у всех пород шиферно-голубой окраски, с двумя черными полосами на крыльях, белым надхвостьем, полосой на конце хвоста, с наружными перьями, отороченными белым при их основании. Так как все эти признаки характерны для родоначального скалистого голубя, я полагаю, никто не будет сомневаться в том, что мы имеем здесь случай реверсии, а не новой аналогичной вариации, возникающей у различных пород. Мы можем, я думаю, уверенно прийти к этому заключению, ибо, как мы видели, эти цветные отметины особенно легко обнаруживаются у потомков при скрещивании двух разных и различно окрашенных пород; а в этих случаях нет ничего во внешних жизненных условиях, что вызывало бы появление вновь шиферно-голубой окраски и некоторых отметин, кроме влияния простого акта скрещивания по законам наследственности.

Без сомнения, весьма изумителен этот факт появления вновь признаков, исчезнувших за много, по всей вероятности, за сотни поколений. Но когда какую-нибудь породу скрещивают только один раз с другой породой, полученное потомство время от времени обнаруживает тенденцию возвращаться к признакам чужой породы через много поколений: некоторые утверждают, до 12-го и даже до 20-го поколения. После 12 поколений доля крови, по ходячему выражению, от одного предка будет только 1 на 2048 и тем не менее, по общераспространенному мнению, этот остаток чужой крови достаточен, чтобы сохранилась наклонность к реверсии. У породы, которая никогда не подвергалась скрещиванию, но у которой оба родителя утратили какой-нибудь из признаков своего предка, эта сильная ли или слабая тенденция воспроизводить утраченный признак, может, как мы уже говорили ранее, сохраниться в неопределенном ряде поколений, хотя обыкновенно мы этого не наблюдаем. Когда признак, исчезнувший у данной породы, появляется вновь после длинного ряда поколений, нельзя предполагать, что будто одна особь внезапно уродилась в предка, отдаленного от нее несколькими сотнями поколений: наиболее вероятной будет гипотеза о том, что в каждом последующем поколении данный признак таился в скрытом состоянии и только в силу неизвестных благоприятных условий, наконец, развился. Так, у берберийского голубя (Barb), очень редко производящего сизых особей, в каждом поколении существует, вероятно, эта скрытая тенденция давать сизое оперение.[11] Теоретически невероятность передачи такой тенденции через длинный ряд поколений не больше, чем подобная же передача совершенно бесполезных или рудиментарных органов. А простая наклонность к образованию рудимента, действительно, иногда так наследуется.

Так как предполагается, что все виды одного рода произошли от общего предка, можно ожидать, что они будут иногда варьировать аналогичным образом, так что разновидности двух или большего числа видов будут походить одна на другую или разновидность одного вида будет походить по некоторым своим признакам на другой вид, который сам, согласно нашему взгляду, — только более отчетливо выраженная и постоянная разновидность. Но признаки, обусловленные исключительно аналогичной вариацией, будут, по всей вероятности, несущественными, потому что сохранение всех функционально важных признаков будет определяться естественным отбором в соответствии с различным образом жизни видов. Далее можно ожидать, что виды одного и того же рода будут просто обнаруживать возврат к давно утраченным признакам. Но так как нам неизвестен общий предок любой естественной группы, мы не в состоянии различить признаки аналогичные и реверсионные. Если бы, например, мы не знали, что родоначальный скалистый голубь не имел ни оперенных ног, ни хохлатой головы, мы не могли бы сказать, являются ли эти признаки наших домашних пород реверсией или только аналогичными признаками; но мы, пожалуй, признали бы сизую окраску за случай реверсии, так как число отметин, связанных с этой окраской, значительно, маловероятно их одновременное появление от элементарной вариации. Еще более привел бы нас к этому выводу тот факт, что сизая окраска и различные

отметины столь часто появляются при скрещивании пород с различной окраской. Отсюда, хотя в естественных условиях обыкновенно остается под сомнением, какие случаи представляют возврат к прежде существовавшим признакам, а какие являются новыми, но аналогичными вариациями, тем не менее, на основании нашей теории, мы должны иногда обнаруживать, что варьирующий потомок какого-нибудь вида будет иметь признаки, уже имеющиеся у других членов той же группы. И это действительно так. Трудности в разграничении вариабельных видов связаны в значительной степени с тем, что разновидности, так сказать, подражают другим видам того же рода. Можно было бы привести также длинный список форм, промежуточных между другими двумя формами, которые лишь с сомнением можно признать за виды; а это доказывает, что эти промежуточные формы, варьируя, приобретали признаки других форм, если только не считать все эти тесно связанные между собой формы за независимо созданные виды. Лучшим доказательством аналогичных вариаций служат части или органы, обычно отличающиеся постоянством своих признаков, но порою варьирующие так, что в известной степени начинают походить на соответствующую часть или орган родственного вида. Я собрал длинный список таких случаев; но здесь, как и ранее, я нахожусь в очень невыгодных условиях, не будучи в состоянии его привести. Могу только повторить, что такие случаи действительно встречаются и представляются мне весьма замечательными.

Я приведу, однако, один любопытный и сложный случай, не потому, что он касается важного признака, а потому, что он встречается у нескольких видов одного рода, отчасти в условиях одомашнения, отчасти в естественных условиях. Это почти наверное случай реверсии. Осел иногда обладает весьма ясными поперечными полосами на ногах, подобными полосам на ногах зебры; утверждают, что они всего яснее видны у осленка, и по наведенным мною справкам я полагаю, что это верно. Полоса на плече, иногда двойная и сильно вариабельная как по длине, так и по форме. Описан случай белого осла, но не альбиноса, у которого не было полосы ни на плече, ни на спине, а у ослов темной масти эти полосы иногда очень неявственны или совсем отсутствуют. У Палласова кулана, говорят, видали двойную плечевую полосу. М-р Блит видел экземпляр джигетая (hemionus) с ясной плечевой полосой, хотя обычно он ее не имеет, а полковник Пул (Poole) сообщил мне, что жеребята этого вида обыкновенно имеют полосатые ноги и неясную плечевую полосу. Квагга, испещренная, подобно зебре, полосами на туловище, не имеет полос на ногах, но д-р Грей изобразил один экземпляр с ясными, напоминающими зебру, полосами на ногах.

Что касается лошади, то я собрал в Англии факты касательно спинной полосы у лошадей самых разнообразных пород и всех мастей; поперечные полосы на ногах не редкость у буланых (duns), у мышастых (mouse-duns) и в одном случае у каурой (chestnut), и я видел однажды следы ее у гнедой лошади. Мой сын тщательно осмотрел и срисовал для меня одну саврасую (fallow-dun) бельгийскую ломовую лошадь с двойной полосой на каждом плече и полосами на ногах; я сам видел саврасого девонширского пони,

а другого маленького саврасого уэльсского пони знаю по тщательному описанию, сделанному для меня, — оба имели по три параллельные полосы на каждом плече.

В северо-западной Индии каттиворская порода лошадей обычно оказывается полосатой; как сообщил мне полковник Пул, изучавший эту породу по поручению индийского правительства, лошадь без этих полос не считается чистокровной. На спине всегда имеется полоса, ноги большей частью полосатые, а плечевая полоса — двойная или тройная — обычна; сверх того, иногда имеются полосы и на щеках. Полосы всего явственнее у жеребенка, а у старых лошадей иногда совершенно исчезают. Полковник Пул заметил, что у впервые ожеребившейся кобылы каттиворские жеребята, как серые, так и гнедые, полосаты. Я имею повод предполагать на основании сведений, сообщенных мне м-ром У. У. Эдуардзом (W. W. Edwards), что у английской скаковой лошади спинная полоса более обычна у жеребенка, чем у взрослого животного.[12] Я сам недавно получил жеребенка от гнедой кобылы (происшедшей от туркменского жеребца и фламандской кобылы) и гнедого английского скакового жеребца; когда этому жеребенку было около недели, он имел на задней части туловища и на лбу многочисленные очень узкие темные полосы, как у зебры, и слабо выраженную полосатость ног; но вскоре эти полосы совершенно исчезли.[12] Не вдаваясь в дальнейшие подробности, скажу только, что я собрал данные относительно полос на плечах и на ногах у самых разнообразных пород лошадей из разных стран: от Британии до Восточного Китая и от Норвегии на севере до Малайского архипелага на юге. Во всех странах полосы встречаются всего чаще у буланых и у мышасто-буланых лошадей; под названием «буланые» подразумевается довольно широкий круг мастей от буро-вороного до тесно примыкающего к кремовому цвету.

Я очень хорошо знаю, что полковник Хамилтон Смит (Hamilton Smith), писавший по этому вопросу, полагает, что различные породы лошадей произошли от нескольких аборигенных видов, один из которых — «буланый» — был полосат, и что описанные выше явления вызваны древними скрещиваниями с этим «буланым» родоначальником. Но это воззрение может быть смело отвергнуто, так как в высшей степени невероятно, чтобы тяжелая бельгийская ломовая, уэльсский пони, норвежская лошадь, поджарая каттиворская порода и т. д., обитающие в весьма далеко отстоящих друг от друга частях света, все были скрещены с одним предполагаемым аборигенным родоначальником.

Обратимся теперь к результатам скрещивания различных видов лошадиного рода. Роллин (Rollin) утверждает, что обыкновенный мулат осла и лошади особенно часто имеет полосы на ногах; по м-ру Госс (Gosse), в некоторых частях Соединенных Штатов около девяти мулов из десяти имеют полосатые ноги. Я видел однажды мула, у которого были такие полосатые ноги, что его можно было принять за помесь с зеброй, а м-р У. Ч. Мартин (W. C. Martin) в своем превосходном сочинении о лошади приводит изображение подобного мула. На четырех раскрашенных рисунках гибридов между ослом и зеброй, которые я видел, ноги были гораздо более отчетливо полосаты, чем остальные части тела, а у одного

из них была двойная плечевая полоса. Знаменитый гибрид лорда Мортона (Morton's) от кауровой кобылы и жеребца квагги, и даже чистокровный жеребенок, полученный впоследствии от той же кобылы и черного арабского жеребца, обладали гораздо более резкими поперечными полосами на ногах, чем даже чистокровная квагга. Наконец, и это также крайне замечательный случай, доктор Грей приводит изображение гибрида между ослом и джигетаем (а он сообщает мне, что ему известен и второй такой же случай); и несмотря на то, что осел только иногда имеет полосы на ногах, а джигетай их никогда не имеет и даже не имеет плечевой полосы, у этого гибрида все четыре ноги были полосатые, а на плечах он имел три короткие полосы, как у саврасых девонширских и уэльсских пони, и даже имел несколько нащечных полос подобно зебре. В отношении этого последнего факта я был так убежден в том, что даже цветная полоска не может быть результатом того, что обычно называют случаем, что исключительно из-за наличия нащечных полос у этого гибрида осла и джигетая я запросил полковника Пула, не встречаются ли они и у каттиворской породы лошадей, отличающейся своею полосатостью, и получил, как мы уже видели, положительный ответ.

Что же скажем мы об этих различных фактах? Мы видим, что у нескольких различающихся видов рода лошадей ноги путем простой вариации становятся полосатыми, как у зебры, или же на плечах появляются полосы, как у осла. У лошади мы видим эту наклонность особенно сильно выраженной, когда масть ее приближается к буланой, той именно, которая ближе подходит к обычной масти других видов этого рода. Появление полос не сопровождается какой-либо вариацией в форме или каким-либо другим новым признаком. Эта наклонность к приобретению полосатости особенно сильно обнаруживается у гибридов от наиболее резко различающихся видов. Припомним пример с различными породами голубей: они происходят от голубя (включая сюда два или три подвида, или географические расы) сизой окраски с определенными полосами и другими отметинами; и каждый раз, когда любая порода вследствие простой вариации приобретает сизую окраску, всегда вновь появляются и эти полосы, и отметины, но без каких-либо перемен в форме или других признаках. Когда самые старые и устойчивые породы различной окраски скрещиваются, у помесей обнаруживается сильная наклонность к появлению вновь сизой окраски, полос и отметин. Я уже высказал мнение, что в объяснении появления вновь очень древних признаков наиболее вероятной представляется гипотеза, согласно которой у молоди каждого следующего друг за другом поколения имеется тенденция к воспроизведению этих давно утраченных признаков, и эта тенденция по неизвестным причинам иногда преобладает. И мы только что видели, что у некоторых видов рода лошадей полосы либо более отчетливы, либо появляются чаще у молодых животных, чем у старых. Назовите видами породы голубей, из которых известное число сохранило свое постоянство в течение столетий, и как точно совпадает этот случай с тем, что мы видим у видов рода лошадей! Что касается меня, то я с уверенностью заглядываю в глубь прошлого, от которого нас отделяют тысячи тысяч поколений, и вижу там животное,

полосатое, как зебра, но в других отношениях, быть может, совершенно иначе построенное и оказавшееся общим предком нашей домашней лошади (безразлично, происходит ли она от одного или нескольких диких родоначальников), осла, джигетая, квагги и зебры.

Но тот, кто верит, что каждый вид лошадей был создан независимо от остальных, будет, вероятно, утверждать: во-первых, каждый вид был создан с наклонностью варьировать как в естественных условиях, так и при доместикации в указанном специальном направлении, так что часто становился полосатым, подобно другим видам этого рода; и, во-вторых, каждый вид был создан с сильно выраженной наклонностью к тому, чтобы при скрещивании с видами, живущими в отдаленных частях света, образовать гибриды, сходные по своей полосатости не со своими родителями, а с другими видами того же рода. Допустить такой взгляд значило бы, как мне кажется, отказаться от действительной причины ради мнимой или, по крайней мере, неизвестной. Он превращает творения бога в насмешку и обман; я мог бы почти с таким же успехом согласиться с невежественными творцами древних космогоний в том, что ископаемые раковины никогда не были живыми, но созданы из камня в подражание моллюскам, живущим на морском берегу.

Краткий обзор

Наше незнание законов вариации глубоко. Ни в одном из 100 случаев мы не можем определить причину, почему тот или другой орган изменился. Но во всех случаях, где мы обладаем средствами для сравнения, оказывается, что образование меньших различий между разновидностями одного вида вызывается действием тех же законов, что и больших различий между видами одного рода. Перемены в условиях обычно вызывают только колеблющуюся вариабельность, но иногда ведут к прямым и определенным результатам; и эти результаты с течением времени могут сделаться более сильно выраженными, хотя в пользу этого еще не имеется достаточного доказательства. Привычка — в образовании конституциональных особенностей, употребление — в усилении органа и неупотребление — в их ослаблении и уменьшении во многих случаях кажутся мощными в своем действии. Части гомологичные склонны варьировать одинаковым образом, а равно и связываться друг с другом. Модификация твердых и наружных частей действует на части мягкие и внутренние. Когда одна какая-нибудь часть сильно развивается, она, возможно, отвлекает питательные вещества от с нею смежных частей, и всякая часть организации, которая может быть устранена без ущерба, будет устранена. Изменения в строении в раннем возрасте могут воздействовать на части, развивающиеся позднее; несомненно, встречаются многочисленные случаи коррелятивной вариации, природу которой мы не способны понять. Части, многократно повторяющиеся, изменчивы как в своем числе, так и в строении, и это, вероятно, проистекает из отсутствия строгой специализации таких частей для какой-либо особой функции, так что их модификациям

не препятствовал естественный отбор. Последствием этой же причины, быть может, является факт, что органические существа, стоящие на низших ступенях органической лестницы, более изменчивы, чем вышестоящие, вся организация которых более специализирована. Органы рудиментарные, будучи бесполезными, не подпадают под действие естественного отбора и поэтому изменчивы. Признаки видовые, т. е. признаки, которыми виды одного рода стали различаться с того времени, как они ответвились от общего предка, более изменчивы, чем признаки родовые, т. е. такие, которые унаследованы издавна и у которых на протяжении указанного периода не возникали различия. В этих замечаниях мы касались специальных органов или частей, но тем не менее изменчивых, потому что они варьировали еще недавно и вследствие этого становились различными; но во II главе мы видели, что тот же принцип применим и к особи в целом. Мы убедились, что в области, заключающей много видов данного рода, т. е. где недавно происходило значительное изменение и дифференцировка или где активно шло производство новых видовых форм, в такой области и у таких видов мы и в настоящее время встречаем в среднем наибольшее число разновидностей. Вторичные половые признаки очень изменчивы; они же сильно различаются у видов одной группы. Изменчивость одних и тех же частей организации обычно была полезной как для образования вторичных половых различий между двумя полами одного вида, так и образования видовых различий между видами одного рода. Всякая часть или орган, чрезмерно или исключительным образом развитые по сравнению с той же частью или органом у родственных видов, должны были подвергнуться модификации в необычайных размерах со времени возникновения этого рода; отсюда нам понятно, почему они еще часто изменчивы в гораздо более значительной мере, чем другие части, так как вариация представляет медленный и долго длящийся процесс и естественный отбор в подобных случаях не располагал до сих пор достаточным временем, чтобы осилить тенденцию к дальнейшей изменчивости и реверсии к менее модифицированному состоянию. Но когда вид с необычайно развитым органом сделался родоначальником многочисленных модифицированных потомков, что, согласно моему взгляду, должно быть крайне медленным процессом, требующим огромного промежутка времени, то в подобном случае естественный отбор уже успел сообщить этому органу постоянные черты, несмотря на необычайность его развития. Виды, унаследовавшие от своего общего предка почти одинаковую конституцию и подвергшиеся воздействию сходных условий, естественно, имеют наклонность давать аналогичные вариации или иногда возвращаются к некоторым признакам своих далеких предков. Хотя, из-за реверсии и аналогичной вариации, новые и важные модификации не могут возникать, такие модификации будут добавляться к прекрасному и гармоничному многообразию природы.

Какова бы ни была причина, быть может, каждого слабого различия между потомством и их родителями — и причина для каждого из них должна существовать, — мы имеем основание полагать, что неуклонное кумулирование благоприятных различий вызвало все наиболее важные модификации строения в связи с образом жизни каждого вида.

Глава VI

ТРУДНОСТИ ТЕОРИИ

Трудности теории происхождения посредством модификации. — Отсутствие или редкость переходных разновидностей. — Переходы в образе жизни. — Многообразие привычек у одного и того же вида. — Виды с привычками, широко отличающимися от привычек близких им видов. — Органы крайнего совершенства. — Формы перехода. — Трудные случаи. — Natura non facit saltum. — Органы, не имеющие большого значения. — Органы не всегда абсолютно совершенны. — Закон Единства Типа и Условий Существования охватывается теорией Естественного Отбора.

Уже задолго до того, как читатель дошел до этого раздела моей книги, он столкнулся с множеством трудностей. Некоторые из них настолько серьезны, что я до сих пор не в состоянии был подумать о них без некоторого трепета; но, насколько я могу судить, бóльшая часть из них только кажущиеся, а реальные не являются, я думаю, роковыми для теории.

Эти трудности и возражения могут быть разделены на четыре группы: во-первых, если виды произошли от других видов путем тонких градаций, то почему же мы не видим повсюду бесчисленных переходных форм? Почему вся природа не представляет хаоса, вместо того чтобы виды были, как мы это видим, хорошо разграничены?

Во-вторых, возможно ли, чтобы животное, например с образом жизни и строением летучей мыши, могло образоваться путем модификации другого животного с совершенно иным образом жизни и строением? Можно ли поверить, что естественный отбор мог произвести, с одной стороны, орган такого ничтожного значения, каков хвост жирафы, служащий только для того, чтобы отгонять мух, а с другой стороны, такой изумительный орган, каким является глаз?

В-третьих, могут ли инстинкты быть приобретены и модифицированы посредством естественного отбора? Что скажем мы об инстинкте, который заставляет пчелу строить соты и практически предвосхищает открытия мудрых математиков?

В-четвертых, как объяснить, что виды при скрещивании оказываются стерильными или производят стерильное потомство, между тем как при скрещивании разновидностей фертильность их не страдает?

Первые две группы трудностей будут разобраны в этой главе, некоторые возражения будут рассмотрены в следующей главе, а инстинкт и гибридизация — в двух дальнейших.

Об отсутствии или редкости переходных разновидностей

Так как естественный отбор действует только путем сохранения полезных модификаций, то в стране полностью заселенной каждая новая форма будет стремиться занять место менее совершенной родительской формы или других менее благоприятствуемых форм, с которыми она вступает в конкуренцию, и, наконец, истребит их. Таким образом, вымирание и естественный отбор идут рука об руку. Отсюда, если мы признаем, что каждый вид является потомком какой-то нам неизвестной формы, то родоначальная форма и все переходные разновидности должны вообще оказаться истребленными самим процессом образования и совершенствования новой формы.

| Почему же мы не встречаем бесчисленные переходные формы похороненными в несметном числе и в земной коре, если на основании этой теории они существовали ранее? Этот вопрос удобнее будет разобрать в главе о неполноте геологической летописи; здесь же я только отмечу следующее: по моему мнению, ответ на него связан с летописью, которая далеко не так полна, как обычно принято думать.[1] Земная кора — обширный музей, но его естественные коллекции собирались очень несовершенным образом и лишь через долгие промежутки времени.

Но можно возразить, что когда несколько близкородственных видов обитают в одной и той же области, мы, конечно, должны находить и теперь много переходных между ними форм. Остановимся на простом примере: путешествуя по какому-нибудь континенту с севера на юг, мы обычно встречаем через последовательные промежутки близкородственные или замещающие виды, очевидно, занимающие почти одни и те же места в естественной экономии страны. Эти замещающие виды нередко встречаются и перемешиваются друг с другом, но по мере того, как один все более редеет, другой все чаще встречается, пока один не будет замещен другим. Но если мы сравним эти виды там, где они совместно встречаются, они обычно так же абсолютно отличаются друг от друга во всех подробностях строения, как и особи, взятые из центра области, обитаемой каждым из них. На основании моей теории эти родственные виды происходят от общего предка; в процессе модификации каждый из них сделался адаптированным к условиям жизни в своей области, заместил и истребил свою родоначальную форму и все переходные разновидности между его прежним состоянием и современным. Поэтому мы не должны ожидать, чтобы в настоящее время встретились многочисленные переходные разновидности в каждой области, хотя они должны были здесь существовать и, может быть, сохранились в ископаемом состоянии. Но почему же мы не встречаем тесно связанных между собой промежуточных разновидностей в промежуточной полосе, представляющей и промежуточные жизненные условия? Эта трудность долго озадачивала меня. Однако, я полагаю, она может быть в значительной мере объяснена.

Прежде всего из того факта, что известная область теперь является непрерывной, можно лишь с большой осторожностью заключить, что она была такою же непрерывной и в течение долгого периода. Геология убеж-

дает нас в том, что большинство материков было разбито на острова даже в конце третичного периода, а на таких островах различающиеся виды могли образоваться независимо друг от друга, без всякой возможности возникновения промежуточных между ними разновидностей в промежуточных зонах. Путем перемен в очертаниях суши и климате морские области, теперь непрерывные, еще в недавние времена могли нередко представляться более разобщенными и менее однообразными, чем в настоящее время. Не стану останавливаться на этом способе избежать трудностей, так как я полагаю, что многие хорошо выраженные виды образовались на вполне непрерывных площадях; но в то же время я нисколько не сомневаюсь, что прежняя раздробленность ныне непрерывных площадей играла важную роль в образовании новых видов, в особенности по отношению к свободно между собой скрещивающимся и кочующим животным.

Обращаясь к современному распространению видов в обширной области, мы обычно замечаем, что они довольно многочисленны на большой территории, затем около ее границ довольно резко начинают редеть и, наконец, исчезают. Таким образом, нейтральная полоса между двумя замещающими видами обычно узка по сравнению с областями, принадлежащими каждому из них. То же мы наблюдаем при поднятии в горы, и порою просто удивительно, насколько резко, как это наблюдал Альфонс Декандоль, исчезают обычные альпийские виды. Тот же факт был замечен Э. Форбзом (E. Forbes) при исследованиях драгой морских глубин. У тех, кто смотрит на климат и физические условия жизни как на наиболее важные элементы, определяющие распространение организмов, эти факты должны удивлять, так как климат и высота или глубина меняются с нечувствительной постепенностью. Но когда мы держим в уме, что почти каждый вид даже в центре своего распространения мог бы чрезвычайно повысить свою численность, если бы он не конкурировал с другими видами, что почти все виды живут на счет других видов или сами служат им добычей, словом, что каждое органическое существо, прямо или косвенно, связано наиважнейшим образом с другими органическими существами, тогда мы убеждаемся, что распространение обитателей какой-либо страны никоим образом не зависит исключительно от нечувствительных перемен в физических условиях, но в значительной мере — от присутствия других видов, которыми они питаются, или которыми они уничтожаются, или с которыми вступают в конкуренцию; а так как эти виды уже достаточно отграничены, а не сливаются друг с другом путем нечувствительных переходов, то и распространение любого вида, зависящее от распространения других видов, будет обнаруживать тенденцию к резкому обозначению границ. Сверх того, каждый вид у границ своего распространения, где он существует в небольшом числе, при колебаниях в численности его врагов или его добычи или при колебаниях сезонных условий будет крайне подвержен полному истреблению, и вследствие этого его географическая область сделается еще отчетливее отграниченной.

Так как родственные или замещающие виды, населяющие непрерывную область, обычно распространены таким образом, что каждый распространен в широких пределах со сравнительно узкой нейтральной полосой

между ними, где они довольно внезапно начинают редеть, и так как разновидности не отличаются существенно от видов, то это правило должно, по-видимому, относиться к тем и другим: если мы возьмем варьирующий вид, занимающий весьма обширный ареал, то окажется, что две разновидности приспособлены к двум большим областям, а третья — к узкой промежуточной зоне. Следовательно, промежуточная разновидность, как существующая на малой и узкой площади, будет представлена меньшим числом особей, и, насколько я мог усмотреть, это правило действительно оправдывается на разновидностях в естественных условиях. Я встретил поразительные примеры этого правила по отношению к разновидностям, промежуточным между резко выраженными разновидностями рода Balanus. И, по-видимому, на основании сведений, сообщенных мне м-ром Уотсоном, д-ром Эйса Греем и м-ром Вулластоном, разновидность, промежуточная между двумя формами, обычно бывает численно гораздо беднее, чем формы, которые она связывает. Но если только мы положимся на эти свидетельства и факты и придем к заключению, что разновидности, связывающие две другие разновидности, представлены обычно меньшим числом особей, чем формы, ими связываемые, тогда мы поймем, почему эти промежуточные разновидности не могут сохраниться в течение длительного периода, почему, как общее правило, они должны быть истреблены и исчезнуть скорее, чем формы, которые они первоначально связывали.

Всякая форма меньшей численности, как уже было замечено, имеет больше шансов быть истребленной, чем форма многочисленная; а в данном частном случае промежуточная форма особенно подвергается вторжениям близкородственных форм, обитающих по обе стороны от нее. Но еще важнее следующее соображение: во время процесса дальнейшие модификации, в результате которого две разновидности предположительно преобразованы и усовершенствованы до уровня двух различных видов, эти две разновидности, представленные большим числом особей и населяющие большие площади, будут иметь значительное преимущество над промежуточной разновидностью, малочисленной и живущей в узкой промежуточной зоне. Преимущество их состоит в том, что более богатые особями формы будут иметь во всякий данный период бо́льшую возможность представлять естественному отбору дальнейшие благоприятные вариации для их распространения, чем более редкие формы, представленные меньшим числом особей. Таким образом, в битве за жизнь формы более обычные будут склонны побеждать и вытеснять формы менее обычные, так как эти последние медленнее модифицируются и улучшаются. Этот же принцип, я полагаю, объясняет изложенный во II главе факт: в каждой стране виды обычные представляют в среднем большее число хорошо выраженных разновидностей, чем виды редкие. Поясню это примером: положим, что где-нибудь содержат три разновидности овцы, из которых одна адаптирована к обширной горной области, другая — к сравнительно узкой холмистой полосе, а третья — к широкой равнине у подножия этих гор; предположим далее, что местные жители с одинаковым вниманием и выдержкой заботятся об усовершенствовании этих пород путем отбора; вероятность

успеха в этом случае будет целиком на стороне более крупных владельцев горных и равнинных участков, совершенствующих свои породы быстрее, чем мелкие владельцы в промежуточной холмистой полосе; следовательно, усовершенствованные горная и равнинная породы быстро вытеснят менее усовершенствованную породу холмистой полосы, и, таким образом, две первоначально более многочисленные породы придут в непосредственное соприкосновение друг с другом и между ними не будет больше вытесненной промежуточной породы.

Подводя итог сказанному, я полагаю, что виды сделались довольно четко разграниченными объектами и никогда не представляют неразрешимого хаоса варьирующих и промежуточных звеньев: во-первых, потому что новые разновидности образуются весьма медленно, так как вариации — процесс медленный и естественный отбор ничего не может сделать, пока не встретятся благоприятные индивидуальные различия и вариации и пока какое-либо место в естественном строе данной страны сможет быть занято с большим успехом некоторыми модификациями одного или нескольких ее обитателей. А такие новые места будут зависеть от медленных перемен в климате, от случайной иммиграции время от времени новых обитателей и, по всей вероятности, еще более от медленной модификации старых обитателей страны, от действия вновь образовавшихся и старых форм, а также взаимодействия между ними. Таким образом, в какой-нибудь данной области и в данное время мы можем ожидать только небольшое число видов, представляющих незначительные и сколько-нибудь постоянные модификации в строении; и это в действительности наблюдается.

Во-вторых, ареалы, теперь непрерывные, нередко еще в недавнем прошлом представляли изолированные части, в которых многочисленные формы (особенно принадлежащие к классам, у которых соединение для каждого рождения обязательно, а образ жизни бродячий) могли обособленно друг от друга достигнуть различий, достаточных для признания замещающих видов. В этом случае переходные разновидности между различными замещающими видами и общим предком должны были некогда существовать в каждой изолированной части страны, но в процессе естественного отбора эти соединительные звенья были замещены другими формами и уничтожены, так что они более не обнаруживаются в живом состоянии.

В-третьих, когда две или большее число разновидностей образовались в различных частях совершенно непрерывного ареала, то в промежуточной зоне сначала образовались, вероятно, и промежуточные разновидности, но их существование чаще всего было скоропреходящим. По указанным ранее соображениям (заимствованным из наших сведений о современном распространении родственных или замещающих видов, а равно и признанных разновидностей) эти промежуточные разновидности будут представлены в промежуточных зонах меньшим числом особей, чем те разновидности, которые они склонны связывать. Уже по одной этой причине промежуточные разновидности будут подвержены случайному истреблению, а в дальнейшем процессе модификации посредством естественного

отбора будут побеждены и замещены формами, которые они связывают, потому что эти последние благодаря большей их численности будут в целом представлять больше разновидностей и, следовательно, будут еще более совершенствоваться посредством естественного отбора и приобретать еще новые преимущества.

И наконец, имея в виду не отдельный отрезок времени, а все время в целом, мы должны допустить, если только моя теория верна, что бесчисленные промежуточные разновидности, тесно связывающие все виды одной группы, когда-то несомненно существовали; но, как уже не раз было замечено, самый процесс естественного отбора постоянно обладает склонностью истреблять родоначальные формы и промежуточные звенья. Следовательно, свидетельство об их прежнем существовании можно найти среди ископаемых остатков, сохранившихся, как мы попытаемся показать в одной из будущих глав, только в виде крайне неполной, отрывочной летописи.

Об органических существах с особым образом жизни и строением, об их происхождении и переходах между ними

Противники тех взглядов, которых я держусь, спрашивают, каким образом, например, из сухопутного хищного животного могло образоваться водное, ибо как могло существовать это животное в своем переходном состоянии? Нетрудно было бы показать, что и теперь существуют хищные животные, представляющие все последовательные промежуточные ступени от старого сухопутного до водного образа жизни; а так как каждое из них существует посредством борьбы за жизнь, то они, очевидно, хорошо приспособлены к своему месту в природе. Посмотрите на североамериканскую Mustela vison, имеющую перепонки между пальцами и сходную с выдрой своим мехом, короткими ногами и формой хвоста. Летом это животное кормится рыбой, за которой ныряет под воду, а в течение длинной зимы покидает замерзшие воды и охотится, подобно другим хорькам, на мышей и других сухопутных животных. Если взять другой случай и спросить, каким образом из насекомоядного четвероногого могла образоваться летучая мышь, то на этот вопрос ответить было бы гораздо труднее. И все же я думаю, что подобные трудности не имеют большого веса.

Здесь, как и в других случаях, я снова нахожусь в невыгодном положении, так как из многочисленных собранных мною поразительных фактов могу привести здесь только один или два примера переходного образа жизни и строения у близких между собою видов, а также возникшего — временного или постоянного — многообразия в образе жизни в пределах одного и того же вида. Но мне кажется, что только длинный ряд подобных примеров может уменьшить трудности в частных случаях, подобных, например, летучей мыши.

Посмотрите на семейство белок; вы встретите здесь тончайшие градации от животных с хвостами только слегка сплюснутыми или от других, у ко-

торых, по замечанию сэра Дж. Ричардсона (J. Richardson), задняя часть тела слегка расширена и кожа на боках слегка мешковата, к так называемым летучим белкам, у которых конечности соединены друг с другом и даже с основанием хвоста широкой складкой кожи, служащей парашютом и позволяющей им скользить по воздуху с дерева на дерево на поразительные расстояния. Едва ли можно сомневаться в том, что такой орган полезен каждой любой своеобразной группе белок в их естественной обстановке, помогая им спасаться от хищных зверей и птиц и быстрее собирать пищу или, как можно думать, уменьшая иногда опасность падения. Но из этого не следует, что строение каждой белки наилучшее из всех, какие мыслимы при всех возможных условиях. Если произойдут перемены в климате и растительности, если иммигрируют другие конкурирующие с ними грызуны или новые хищники или если старые модифицируются, все аналогии заставят нас признать, что количество по крайней мере некоторых белок уменьшится или они исчезнут, если только не будет соответствующим образом модифицировано и усовершенствовано их строение. Потому-то я и не вижу трудности, особенно при меняющихся жизненных условиях, в том, чтобы сохранялись особи с все более развитыми боковыми перепонками, что каждая модификация в этом направлении полезна и получала распространение до тех пор, пока кумулированием результатов этого процесса естественного отбора не образовалась бы вполне совершенная так называемая летучая белка.

А теперь взгляните на Galeopithecus, или так называемого летучего лемура, которого прежде относили к летучим мышам, а теперь относят к насекомоядным (Insectivora). Чрезвычайно широкая боковая перепонка простирается у него от углов челюстей до хвоста и включает конечности с удлиненными пальцами. Эта боковая перепонка снабжена растягивающим ее мускулом. Хотя в настоящее время не существует промежуточных звеньев этого органа, приспособленного к скольжению по воздуху, которые связывали бы Galeopithecus с другими Insectivora, тем не менее нетрудно предположить, что такие звенья некогда существовали и каждая развилась таким же образом, как менее совершенный орган летучих белок, причем каждая ступень формирования этого органа была полезна для его обладателя. Я не вижу также непреодолимого затруднения к дальнейшему допущению, что соединенные перепонкой пальцы и предплечья Galeopithecus могли путем естественного отбора значительно удлиниться, а это уже привело к образованию из данного животного летучей мыши, по крайней мере, поскольку дело касается органов летания. У некоторых летучих мышей, у которых летательная перепонка простирается от вершины плеча до хвоста и включает задние конечности, мы, по всей вероятности, должны усматривать следы аппарата, первоначально приспособленного скорее к скольжению по воздуху, чем к полету.

Если бы вымерло около дюжины родов птиц, кто бы отважился предположить, что когда-то существовали птицы, которые использовали свои крылья как хлопушки, подобно толстоголовой утке (Micropterus eytoni), как плавники в воде или как передние ноги на суше, подобно пингвину, как паруса, подобно страусу, или, подобно Apteryx, сохранили их без

всякой функции? И тем не менее строение каждой из этих птиц пригодно для нее при тех жизненных условиях, которым она подвергается, потому что каждая из них живет посредством борьбы; но оно никоим образом не может быть признано наилучшим из всех возможных при любых возможных условиях. Из сказанного не следует делать вывода, будто приведенные последовательные ступени в строении крыла, которые, быть может, являются все результатом неупотребления, представляют действительные шаги на пути приобретения птицами их высокоразвитой способности к полету, но показывают, по крайней мере, возможные разнообразные формы перехода.

Зная, что в таких приспособленных к дыханию в воде классах, как Crustacea и Mollusca, встречаются немногочисленные формы, адаптированные к жизни на суше; зная, что существуют летающие птицы и млекопитающие, летающие насекомые разного рода, а когда-то существовали и летающие пресмыкающиеся, вполне мыслимо, что и летучие рыбы, скользящие в воздухе, слегка приподымаясь и поворачиваясь на ходу при помощи своих трепещущих плавников, могли быть модифицированы в настоящих крылатых животных. Если бы это действительно осуществилось, то кому бы теперь пришло в голову, что эти крылатые животные были некогда, в раннем переходном состоянии, обитателями открытого океана и пользовались своими зачаточными летательными органами, насколько нам известно, исключительно для того, чтобы спасаться от преследования их другими рыбами?

Когда мы встречаем орган, высокосовершенный к выполнению какой-либо специальной функции, каково крыло птицы для полёта, мы должны держать в уме, что животные, представлявшие ранее переходные ступени строения, только в редких случаях могли выжить до настоящего времени, так как были замещены своими преемниками, которые градуально становились более совершенными посредством естественного отбора. Более того, мы можем заключить, что переходные состояния между двумя структурами, приспособленными к совершенно различному образу жизни, в ранние периоды редко развивались в значительном числе и у многих второстепенных форм. Таким образом, если вернуться к нашему воображаемому примеру с летучей рыбой, представляется маловероятным, чтобы рыбы, способные к настоящему летанию, могли развиться в виде многих второстепенных форм, выполняющих задачу преследования разнообразной добычи различными путями, — на суше и в воде, — пока их органы полёта не достигли такой высокой степени совершенства, которая давала бы им решительное преимущество над другими животными в битве за жизнь. Отсюда вероятность нахождения в ископаемом состоянии видов с переходными ступенями в строении органов будет всегда меньше, чем видов с вполне выработанными органами, так как первые всегда были менее многочисленны.

Я теперь приведу два-три примера многообразия и перемен в образе жизни у особей одного вида. В каждом из этих случаев естественный отбор мог легко адаптировать строение животного к переменам в образе жизни или исключительно к одной из его привычек. Однако очень трудно

решить, да для нас и несущественно, происходят ли сначала перемены в привычках, а затем в строении органов, или, наоборот, слабые модификации в строении ведут к изменениям в привычках; и то и другое, по всей вероятности, часто имеет место почти одновременно. В качестве примера изменившихся привычек достаточно указать на многих британских насекомых, питающихся теперь экзотическими растениями или исключительно искусственными продуктами. Можно привести бесконечное количество примеров, где привычки сделались разнообразными: мне случалось часто в Южной Америке следить за тираном-мухоловкой (Saurophagus sulphuratus), то парившим в воздухе над одним местом и затем перелетавшим на другое, подобно ястребу, то стоявшим неподвижно на берегу и вдруг бросавшимся в воду за рыбой, как зимородок. В нашей собственной стране большая синица (Parus major) порою лазит по ветвям, почти как поползень, то, подобно сорокопуту, убивает маленьких птиц ударами клюва по голове; я не раз видел и слышал, как она, подобно дятлу, разбивала семена тиса, ударяя ими по ветвям. В Северной Америке черный медведь, по наблюдениям Херна (Hearne), плавает часами с широко разинутою пастью и ловит таким образом водных насекомых, почти подобно киту.[2]

Так как мы встречаем иногда особей с образом жизни, отличающимся от того, который свойствен их виду и другим видам того же рода, мы можем ожидать, что такие особи могут иногда дать начало новым видам с аномальным образом жизни и с организацией, слегка или значительно модифицированной по сравнению с типичной. И подобные примеры встречаются в природе. Можно ли привести более разительный пример адаптации, чем дятел, лазящий по древесным стволам и вылавливающий насекомых в трещинах коры? Однако в Северной Америке встречаются дятлы, питающиеся главным образом плодами, и другие, с удлиненными крыльями, ловящие насекомых на лету.[3] На равнинах Ла-Платы, где почти нет деревьев, встречается дятел (Colaptes campestris), у которого два пальца обращены вперед и два назад, язык длинный и приостренный, хвостовые перья заостренны и достаточно жестки, чтобы поддерживать птицу в вертикальном положении на шесте, но не так жестки, как у типичного дятла, и сильный, прямой клюв. Однако клюв хотя и не так прям, и не так крепок, как у типичного дятла, все же достаточно крепок, чтобы долбить дерево. Следовательно, этот Colaptes во всех существенных частях своего строения — настоящий дятел.[3] Даже в таких мелочных признаках, каковы окраска, резкий тон голоса и волнообразный полет, ясно обнаруживается его тесное кровное родство с нашим обыкновенным дятлом; и, однако, я могу засвидетельствовать, не только на основании собственных наблюдений, но и на основании наблюдений всегда точного Азары (Azara), что в некоторых обширных областях эта птица не лазит по деревьям и строит свои гнезда в норах по берегам рек! Однако в других областях этот же самый дятел, по свидетельству м-ра Хадсона (Hudson), посещает деревья и выдалбливает дупло для своего гнезда в их стволах. Могу привести еще один пример, доказывающий разнообразие привычек у птиц этого рода: один мексиканский Colaptes, по описанию де Соссюра (De Saussure), делает дупло в твердом дереве и наполняет его запасами желудей.

Буревестники — из всех птиц наиболее привычные жители воздуха и океана, и тем не менее встречающуюся в спокойных проливах Огненной Земли Puffinuria berardi по ее общим привычкам, по изумительной способности нырять, по способу плавать и летать, когда ее спугнут, легко принять за чистика или за гагару; тем не менее это все-таки настоящий буревестник, только со многими чертами организации, глубоко модифицированными соответственно новому образу жизни, между тем как у дятла Ла-Платы организация только слегка модифицирована. У оляпки самый проницательный наблюдатель, исследуя мертвую птицу, не заподозрил бы подводных привычек, а между тем эта птица, которая близка к семейству дроздов, добывает себе пищу, ныряя, пользуясь своими крыльями под водой и цепляясь ногами за камни.[4] Все формы обширного отряда перепончатокрылых — наземные насекомые; исключение составляет род Proctotrupes, водный образ жизни которого открыл сэр Джон Лаббок (John Lubbock); эти насекомые часто ныряют, пользуясь при этом не ногами, а крыльями, и остаются под водой по четыре часа подряд; и однако у них нет каких-либо модификаций в строении, соответствующих ненормальным привычкам.[4]

Тот, кто верит, что каждое существо создано таким, каким мы его теперь видим, тот должен порою испытывать изумление при виде животного, у которого образ жизни и строение не соответствуют друг другу. Может ли что-нибудь быть очевиднее того, что перепончатые ноги гусей и уток образовались для плавания? И тем не менее есть горные гуси, обладающие перепончатыми ногами, но только изредка приближающиеся к воде; никто, за исключением Одюбона (Audubon), не видал, чтобы фрегат опускался на поверхность океана, а между тем все четыре пальца у него соединены перепонками. С другой стороны, поганки и лысухи несомненно водные птицы, хотя пальцы их только оторочены перепонкой. Чего бы, кажется, очевиднее, что длинные, лишенные перепонок пальцы у Grallatores образовались для хождения по болотам и плавучим растениям? И тем не менее водяная курочка и дергач принадлежат к этому отряду, и первая почти такая же водная птица, как лысуха, а вторая почти такая же наземная птица, как перепел или куропатка. В этих случаях, а можно было бы привести еще много подобных примеров, в образе жизни произошли перемены без соответствующих перемен в строении. Перепончатые ноги горного гуся, можно сказать, сделались почти рудиментарными по своей функции, но не по строению. У фрегата глубоко вырезанные перепонки между пальцами указывают, что структура начала изменяться.

Кто верит в отдельные и бесчисленные акты творения, может сказать, что в этих случаях Творцу угодно было, чтобы существо известного типа заняло место существа другого типа; но мне кажется, что это было бы простым повторением факта, только более высоким слогом. Тот же, кто верит в борьбу за существование и в принцип естественного отбора, должен признать, что каждое органическое существо постоянно пытается увеличить свою численность, и если какое-либо существо варьирует в своем строении или привычках хотя бы в ничтожной степени, приобретая тем превосходство над другим обитателем той же страны, то оно захватит

место этого последнего, как бы оно ни отличалось от места, занимаемого им самим. Следовательно, для него не будут неожиданностью эти факты: гуси и фрегат с перепончатыми ногами обитают на суше и редко спускаются на воду; длинноногие дергачи живут на лугах вместо болот; дятлы встречаются там, где почти нет деревьев; ныряющие дрозды и Hymenoptera и буревестники с образом жизни чистиков.

Органы крайней степени совершенства и сложности

В высшей степени абсурдным, откровенно говоря, может показаться предположение, что путем естественного отбора мог образоваться глаз со всеми его неподражаемыми изобретениями для регуляции фокусного расстояния, для регулирования количества проникающего света, для поправки на сферическую и хроматическую аберрацию. Но когда в первый раз была высказана мысль, что солнце стоит, а земля вертится вокруг него, здравый человеческий смысл тоже объявил ее ложной; однако каждый философ знает, что старое изречение Vox populi — vox Dei (глас народа — глас Божий) не может пользоваться доверием в науке. Разум мне говорит: если можно показать существование многочисленных градаций от простого и несовершенного глаза к глазу сложному и совершенному, причем каждая ступень полезна для ее обладателя, а это не подлежит сомнению; если, далее, глаз когда-либо варьировал и вариации наследовались, а это также несомненно; если, наконец, подобные вариации могли оказаться полезными животному при переменах в условиях его жизни — в таком случае затруднение, возникающее при мысли об образовании сложного и совершенного глаза путем естественного отбора, хотя и непреодолимое для нашего воображения, не может быть признано опровергающим всю теорию. Каким образом нерв сделался чувствительным к свету, вряд ли касается нас в большей степени, чем то, как возникла самая жизнь; замечу только, что если самые низшие организмы, у которых не найдено нервов, способны воспринимать свет, то кажется вполне возможным, что известные чувствительные элементы их саркоды могли концентрироваться и развиться в нервы, одаренные этой специальной чувствительностью.

Исследуя градации, которыми шло совершенствование органа какого-либо вида, мы должны обратить внимание исключительно на его предков по прямой линии; но это едва ли когда-нибудь возможно, и мы вынуждены смотреть на другие виды и роды той же группы, тех потомков того же общего предка по боковой линии, для того чтобы узнать, какие были возможны градации и какова вероятность передачи некоторых из них в неизменном или малоизмененном состоянии.[5] Но положение одного и того же органа даже у различных классов может иногда пролить свет на шаги, которыми шло его совершенствование.

Простейший орган, который можно назвать глазом, состоит из оптического нерва, окруженного пигментными клетками и прикрытого прозрачной кожицей, но без какого бы то ни было хрусталика или другого

светопреломляющего тела. По мнению г-на Журдэна (Jourdain), мы можем, однако, спуститься даже на шаг ниже и найдем скопление пигментных клеток, лишенное нервов, лежащее прямо на саркодовидной ткани и, по-видимому, служащее органом зрения. Глаза вышеуказанной простой природы не способны отчетливо видеть и служат только для различения света от темноты. У некоторых морских звезд, по описанию того же автора, маленькие впячивания в пигментном слое, окружающем нерв, выполнены прозрачным студенистым веществом, представляющим выпуклую поверхность, подобную роговой оболочке высших животных. Он предполагает, что этот орган служит не для получения изображения, но только для собирания световых лучей и облегчения их восприятия. В этом концентрировании лучей достигается первый и самый важный шаг к образованию истинного глаза, дающего изображение; действительно, у некоторых низших животных обнаженное окончание оптического нерва погружено глубоко в теле, а у других выходит близко к поверхности; стоит только поместить это окончание на надлежащем расстоянии от концентрирующего аппарата, и на нем получится изображение.

[6]В обширном классе Articulata мы можем начать с оптического нерва, просто покрытого пигментом, причем последний образует иногда нечто вроде зрачка, но без следов хрусталика или другого оптического аппарата.[6] Относительно насекомых известно, что многочисленные фасетки роговицы их больших сложных глаз представляют настоящие хрусталики, а конусы заключают любопытно модифицированные нервные волокна.[7] Но эти органы у Articulata так разнообразны, что еще Мюллер (Müller) делил их на три главных класса с семью подразделениями, не считая еще четвертого главного класса — агрегатов простых глазков.[7]

Если мы подумаем об этих фактах, приведенных здесь крайне кратко, и примем во внимание обширный, разнообразный градуальный ряд различных глаз у низших животных; если вспомнить, как ничтожно число всех существующих форм по сравнению с вымершими, то исчезают трудности, препятствующие принять, что естественный отбор мог преобразовать простой аппарат (состоящий из оптического нерва, покрытого пигментом и прозрачной оболочкой) в такой совершенный оптический инструмент, каким обладает любой представитель Articulata.

Кто зайдет так далеко, не должен колебаться сделать еще один дальнейший шаг: если, прочтя эту книгу, он убедится, что обширные ряды фактов, не объяснимых с иной точки зрения, могут быть объяснены теорией модификации посредством естественного отбора, он должен допустить, что структура, даже столь совершенная, как глаз орла, могла образоваться тем же путем, хотя на этот раз неизвестны переходные стадии.[8] Возражали, что для модификации глаза и для постоянного сохранения его в качестве совершенного инструмента должны одновременно совершиться многие изменения, что, как утверждали, недостижимо при помощи естественного отбора; но, как я пытался показать в моей книге об изменении домашних животных, нет надобности предполагать, что модификации эти происходили все одновременно, если они были крайне незначительными и градуальными. Различного рода модификации могли служить для одной

и той же общей цели, как заметил м-р Уоллес: «Если хрусталик имеет слишком большое или слишком малое фокусное расстояние, это может быть исправлено либо изменением его кривизны, либо изменением его плотности; если кривизна неправильная и лучи не сходятся в одну точку, тогда всякое увеличение правильности кривизны будет уже улучшением. Ни сокращения зрачка, ни мышечные движения глаза не могут быть признаны безусловно необходимыми для зрения, а представляют только усовершенствования, которые могли быть добавлены и улучшены на любой стадии конструирования этого инструмента».[8-9] В высшем отделе животного царства, именно у позвоночных, мы исходим от глаза, настолько простого, что он состоит, как у ланцетника, из маленького мешочка прозрачной кожи, снабженного нервом и выстланного пигментом, но лишенного какого бы то ни было другого аппарата. У рыб и пресмыкающихся, как заметил Оуэн, «ряд градаций доисторических структур очень велик».[9] Замечательно, что даже у человека, согласно авторитетному утверждению Вирхова (Virchow), прекрасный хрусталик образуется у зародыша из скопления эпидермальных клеток, расположенных в мешковидной складке кожи, а стекловидное тело образуется из эмбриональной подкожной ткани. Но для того чтобы прийти к правильному заключению относительно образования глаза, со всеми его изумительными, хотя и не абсолютно совершенными чертами строения, необходимо, чтобы наш разум руководил воображением; впрочем, я сам слишком живо испытывал эту трудность, чтобы удивляться, когда другие колеблются распространить принцип естественного отбора до таких поразительных пределов.

Трудно удержаться от сравнения глаза с телескопом. Мы знаем, что этот инструмент был усовершенствован длительными усилиями высших человеческих умов, откуда мы, естественно, заключаем, что и глаз образовался в результате аналогичного процесса. Но не будет ли такое суждение слишком поспешным? Имеем ли мы право приписывать Творцу интеллектуальные силы, подобные человеческим? Если мы желаем сравнить глаз с оптическим инструментом, мы должны в своем воображении представить себе толстый слой прозрачной ткани с промежутками, заполненными жидкостью, и с чувствительным к свету нервом под нею, и затем предположить, что каждая часть этого слоя медленно распадается на вторичные слои различной плотности и толщины, расположенные на различных расстояниях один от другого и ограниченные поверхностями, постепенно меняющими свое очертание. Далее, мы должны себе представить, что существует сила, представленная естественным отбором, или выживанием наиболее приспособленного, неуклонно и пристально следящая за каждым мельчайшим изменением этих прозрачных слоев и тщательно сохраняющая те из них, которые при меняющихся условиях каким-то образом или в какой-то степени способствуют получению более ясного изображения. Мы должны предположить, что каждая новая форма инструмента размножается в миллионах экземпляров и сохраняется лишь до тех пор, пока не будет произведено лучшее, вслед за чем все старые подвергаются истреблению. В живых телах вариация будет вызывать незначительные изменения, потомство будет их размножать почти безгранично, а ес-

тественный отбор будет с непогрешимым искусством отбирать каждое усовершенствование. Допустим, что этот процесс продолжается миллионы лет в течение каждого года на миллионах разного рода особей; неужели мы не можем допустить, что таким путем будет сформирован живой оптический инструмент, настолько же превосходящий инструмент из стекла, насколько произведения Творца превышают произведения человека?

Формы перехода

Если бы возможно было показать, что существует сложный орган, который не мог образоваться путем многочисленных последовательных слабых модификаций, моя теория потерпела бы полное крушение. Но я не могу найти такого случая. Без сомнения, существуют многочисленные органы, для которых мы не знаем переходных ступеней, в особенности если мы остановим внимание на крайне изолированных видах, вокруг которых, согласно моей теории, происходило значительное вымирание. То же относится к органу, общему для всех форм одного класса, так как в этом случае орган должен был первоначально образоваться в отдаленный период, и лишь после этого развились все многочисленные формы этого класса; и чтобы найти ранние переходные ступени, через которые проходил орган, надо обратиться к крайне древним прародительским формам, уже давно вымершим.

Мы должны соблюдать крайнюю осторожность, заключая, что тот или другой орган не мог образоваться посредством переходных ступеней. Можно было бы привести множество примеров, где один и тот же орган выполняет у низших животных одновременно совершенно различные функции; так, у личинки стрекозы и у рыбы Cobites пищеварительный канал несет функции дыхания, пищеварения и выделения. Гидру можно вывернуть наизнанку, и тогда пищу будет переваривать наружная поверхность, а желудок будет дышать. В таких случаях естественный отбор мог бы специализировать на выполнение одной функции такой орган (или часть его), который ранее выполнял две функции, и, таким образом, нечувствительными шагами мог бы привести к глубоким переменам в его основных свойствах, если бы этим пробреталось какое-либо преимущество. [10]Известно много растений, производящих одновременно цветки различного строения; если бы эти растения стали производить цветки одной формы, то этим была бы осуществлена сравнительно внезапно глубокая перемена в признаках вида. Тем не менее, вероятно, что оба эти сорта цветков, развивающиеся на одном и том же растении, первоначально дифференцировались путем последовательных тонко градуированных шагов, которые в немногих случаях можно проследить еще и теперь.[10]

Далее, два различных органа или один и тот же орган в двух очень различных формах могут выполнять одновременно одну и ту же функцию, и это представляет крайне важную форму перехода. Приведу один пример: существуют рыбы, дышащие посредством жабер воздухом, растворенным в воде, и в то же время свободным воздухом из их плаватель-

ного пузыря, причем этот орган снабжен перегородками, крайне богатыми сосудами, и имеет ductus pneumaticus, доставляющий воздух. [11]Заимствуем другой пример из растительного царства: вьющиеся растения всползают тремя различными способами — извиваясь спиралью, цепляясь своими чувствительными усиками или присасываясь своими воздушными корешками; эти три способа обычно встречаются в различных группах, но у некоторых немногих видов два или даже все три способа осуществляются у одной и той же особи.[11] Во всех таких случаях один из двух органов легко может быть модифицирован и усовершенствован, так что будет один выполнять всю работу, но в течение всего процесса модификации будет пользоваться поддержкой другого; а затем этот второй орган может быть модифицирован для совершенно иного значения или полностью исчезнуть.

Пример с плавательным пузырем рыб особенно хорош, так как наглядно обнаруживает в высшей степени важный факт: орган, сформированный первоначально для одного назначения, а именно всплывания, может быть приспособлен для совершенно иного назначения, именно дыхания. Плавательный пузырь у некоторых рыб мог быть также переработан в добавочный аппарат слухового органа. Все физиологи допускают, что плавательный пузырь гомологичен или «идеально подобен» по положению и строению легким высших позвоночных животных; отсюда нет основания сомневаться в том, что плавательный пузырь действительно превратился в легкие или орган, исключительно употребляемый для дыхания.

В соответствии с этим взглядом можно прийти к заключению, что позвоночные животные с истинными легкими произошли путем обычного размножения от древнего неизвестного прототипа, который был снабжен аппаратом для всплывания, или плавательным пузырем. Таким образом, мы можем понять, как я заключаю из интересного описания этих частей, данного Оуэном, тот странный факт, что каждая частица пищи или питья, которую мы проглатываем, должна проходить над отверстием дыхательного горла с риском попасть в легкие, несмотря на удивительный аппарат, при помощи которого закрывается голосовая щель. У высших позвоночных жабры совершенно исчезли, но у зародыша щели по бокам шеи и петлевидные артериальные дуги все еще отмечают свое прежнее положение. Однако мыслимо, что совершенно утраченные в настоящее время жабры были постепенно переработаны естественным отбором для какого-нибудь иного назначения: так, например, Ландуа (Landois) показал, что крылья насекомых развились из трахей; таким образом, весьма вероятно, что в этом обширном классе органы, когда-то служившие для дыхания, действительно превратились в органы летания.

Рассуждая о переходах между органами, так важно не упускать из виду возможности превращения одной функции в другую, что я приведу еще один пример. Стебельчатые усоногие имеют две маленькие складки кожи, названные мною яйценосными уздечками, которые своим липким выделением обеспечивают прикрепление яиц на время, пока в мешочке из них не вылупится молодь. Эти усоногие не имеют жабер, а вся поверхность их тела и мешочка вместе с маленькими уздечками служит для ды-

хания. У Balanidae, или сидячих усоногих, с другой стороны, не существует этих яйценосных уздечек; яйца лежат свободно на дне мешка внутри тщательно закрытой раковины; но на месте, соответствующем расположению уздечки, у них имеются сильно складчатые перепонки, свободно сообщающиеся с циркуляционными полостями мешка и всего тела и рассматриваемые всеми натуралистами как жабры. Я полагаю, никто не станет спорить, что яйценосные уздечки в одном семействе и жабры в другом строго между собой гомологичны; и действительно, эти органы градуально переходят один в другой. Таким образом, нельзя сомневаться в том, что эти две маленькие складочки кожи, первоначально служившие как яйценосные уздечки и в то же время в слабой мере участвовавшие в дыхании, градуально, под влиянием естественного отбора, превратились в жабры, просто увеличившись в размерах и утратив свои липкие железы. Если бы все стебельчатые усоногие вымерли — а они подверглись истреблению более, чем сидячие, — кому пришло бы в голову, что жабры в этом последнем семействе существовали некогда в виде органов, служивших только для того, чтобы препятствовать вымыванию яиц из мешка?

[12]Существует и другая возможная форма перехода, а именно через ускорение или замедление периода воспроизведения. Проф. Коуп (Cope) и другие ученые в Соединенных Штатах в последнее время особенно на этом настаивают. Теперь известно, что некоторые животные могут размножаться в очень раннем возрасте, даже прежде чем они приобрели вполне развитые признаки; если бы у какого-нибудь вида эта способность прочно установилась, то, по-видимому, рано или поздно были бы утрачены зрелые стадии развития, и в таком случае основные черты испытали бы глубокое изменение и деградировали, особенно если личинки резко отличались от взрослого животного. Далее, у значительного числа животных по достижении зрелости и в течение почти всей их жизни признаки продолжают перестраиваться. Так, например, у млекопитающих форма черепа нередко значительно преобразуется с возрастом, чему д-р Мьюри (Murie) привел разительные примеры у тюленей; всякий знает, что рога у оленя с возрастом более и более разветвляются, и оперение у некоторых птиц становится более развитым. Проф. Коуп свидетельствует, что у некоторых ящериц форма зубов с годами значительно меняется; у ракообразных, по наблюдениям Фрица Мюллера, не только многочисленные несущественные, но и некоторые важные части принимают совершенно новый характер после достижения половой зрелости. Во всех таких случаях — а их можно было бы привести немало, — если бы размножение было отодвинуто на более поздний возраст, то признак вида претерпел бы модификацию, по крайней мере во взрослом состоянии; возможно также, что в некоторых случаях начальные и более ранние стадии развития ускоряются и, наконец, утрачиваются. Модифицируются ли виды при помощи такой сравнительно внезапной формы перехода и часто ли это происходит — не берусь судить, но если она когда-нибудь имела место, то, вероятно, различия между молодым и зрелым и между зрелым и старым возрастом первоначально приобретались только градуальными шагами.[12]

Особые трудности теории естественного отбора

Хотя мы должны соблюдать крайнюю осторожность, приходя относительно того или иного органа к заключению, что он не мог образоваться путем последовательных малых переходных градаций, тем не менее встречаются случаи, представляющие серьезные трудности.

Одна из таких самых серьезных трудностей заключается в том, что бесполые насекомые часто отличаются по своему строению как от самцов, так и от половозрелых самок; но этот вопрос будет рассмотрен в следующей главе. Электрические органы рыб представляют вторую исключительную трудность, потому что трудно представить себе, какими шагами могло идти образование этих изумительных органов.[13] Но это неудивительно, так как мы не знаем даже, для чего они служат. У Gymnotus и у Torpedo они, конечно, представляют собою мощные средства защиты, а может быть, и преследования добычи, но у ската Raja, как заметил Маттеуччи (Matteucci), аналогичный орган в хвосте производит мало электричества, даже когда животное раздражено, так мало, что он едва ли может служить для указанных целей. [14]Сверх того, у Raja помимо указанного органа в хвосте существует, как показал д-р Р. Мак-Доннелл (R. McDonnell), другой орган близ головы, относительно которого неизвестно, следует ли его признать за электрический, но который, по-видимому, гомологичен электрической батарее у Torpedo.[14] Общепризнано близкое сходство этих органов с обыкновенными мышцами как по внутреннему строению и распределению нервов, так и по воздействию на них различных реактивов. Должно заметить, что мышечное сокращение сопровождается электрическим разрядом, и, по словам д-ра Радклиффа (Radcliffe), «в электрическом аппарате Torpedo существует в состоянии покоя заряд, совершенно подобный тому, который существует в покоящейся мышце и нерве, а разряд у Torpedo, вместо того чтобы представлять что-либо исключительное, может быть только иной формой разряда, обнаруживающегося при действии мышцы и двигательного нерва». Далее этого наше объяснение в настоящее время не простирается, но так как наши сведения об этих органах еще весьма недостаточны и мы ровно ничего не знаем о строении и образе жизни предков нынешних электрических рыб, то было бы крайне смело утверждать, что не существовало никаких подходящих переходов, которыми могло идти градуальное развитие этих органов.

Но эти органы на первый взгляд представляют и другое, может быть, более серьезное затруднение; они встречаются почти у дюжины различных рыб, из которых иные связаны только очень отдаленным сродством. Когда один и тот же орган встречается у нескольких форм одного класса, в особенности же у резко различающихся по образу жизни, мы можем обычно его присутствие приписать унаследованию от одного общего предка, а его отсутствие у некоторых форм — потере вследствие неупотребления или естественного отбора. Таким образом, если бы электрические органы были унаследованы от какого-нибудь древнего предка, мы должны были бы ожидать, что электрические рыбы тесно связаны между собой; но на деле это не так. Геология не дает никаких оснований предполагать, что

большинство рыб обладало некогда электрическими органами, утраченными их модифицированными потомками. [15]Но когда мы присматриваемся к делу ближе, мы убеждаемся, что у разных рыб, снабженных электрическими органами, последние расположены в различных частях тела, что они различаются по строению, как например в распределении пластин и, согласно Пачини (Pacini), по способу возбуждения в них электричества и, наконец, что они снабжены нервами, направляющимися из различных центров; это последнее различие, быть может, самое существенное. Таким образом, электрические органы различных рыб не могут считаться органами гомологичными, а лишь аналогичными по своей функции. Следовательно, нет основания предполагать, что они были унаследованы от общего предка, так как в подобном случае они должны были бы близко походить друг на друга во всех отношениях. Так, отпадает трудность, связанная с появлением, по-видимому, одного и того же органа у видов, находящихся в очень отдаленном родстве; остается только меньшая, но все же достаточно большая трудность, именно: какими градуальными шагами шло развитие этого органа в каждой отдельной группе рыб.[15]

Органы свечения, встречающиеся у немногих насекомых, принадлежащих к самым разным семействам, и расположенные в различных частях тела, представляют при нашем современном недостаточном состоянии знаний о них пример трудности, подобный тому, который представляют электрические органы. Можно привести и еще подобные случаи, например: у растений в высшей степени удивительное устройство пыльцевой массы на ножке с липкой желёзкой на конце почти одинаково у Orchis и у Asclepias — двух родов, настолько далеких друг от друга, насколько это возможно у цветковых растений; но и на этот раз части между собой не гомологичны. Во всех случаях существ, удаленных друг от друга в масштабе организации, которые снабжены сходными своеобразными органами, между ними можно всегда обнаружить фундаментальные различия по общему виду и функции, хотя они могут быть одинаковыми.[16] Так, например, глаза у головоногих и у позвоночных с виду поразительно сходны, но в таких далеких группах и малейшая доля сходства не может быть приписана унаследованию от общего предка. М-р Майварт выдвигал этот пример как особую трудность, но я не усматриваю, в чем, собственно, сила его аргумента. Всякий орган зрения должен быть образован из прозрачной ткани и должен заключать известного рода хрусталик, чтобы отбрасывать изображение на заднюю стенку затемненной камеры. Далее этого поверхностного сходства едва ли можно найти какое-либо действительное сходство между глазом головоногих и позвоночных, как это с очевидностью вытекает из прекрасного исследования Хензена (Hensen's) о глазе головоногих. Я не могу здесь входить в подробности, но должен все же указать на некоторые черты различия. Хрусталик у высших головоногих состоит из двух частей, помещенных одна за другой как две линзы; и та и другая по строению и по положению коренным образом отличаются от того, что мы видим у позвоночных. Сетчатка совершенно иная, с обратным расположением ее составных частей и с большим нервным узлом, заключенным внутри самих оболочек глаза. Отношение муску-

лов так различно, как только можно себе представить; то же относится и к другим чертам. Отсюда довольно трудно решить вопрос, насколько можно употреблять одни и те же термины при описании глаз головоногих и позвоночных. Конечно, всякий волен отрицать, что в том и другом случае глаз развился путем естественного отбора последовательных слабых вариаций, но если это допустить в одном случае, ясно, что это возможно и в другом, и коренное различие в строении органа зрения у двух групп можно было бы предвидеть на основании этого взгляда на способ их образования.[16] Подобно тому как два человека иногда независимо друг от друга приходят к одному и тому же изобретению, так, по-видимому, и в различных приведенных выше случаях естественный отбор, действуя на пользу каждого существа и не используя все благоприятные вариации, произвел у различных существ сходные органы, поскольку это касается их функции; но строение их общего органа не обязано унаследованию от общего предка.

[17]Фриц Мюллер, желая подвергнуть проверке выводы, к которым я прихожу в этой книге, тщательно проследил почти сходную линию доказательств. Некоторые семейства ракообразных заключают несколько видов, снабженных особым дыхательным аппаратом и приспособленных к жизни вне воды. В двух из этих семейств, особенно тщательно исследованных Мюллером, которые близкородственны друг другу, виды сходны между собой во всех существенных признаках, а именно в органах чувств, системе кровообращения, расположении пучков волосков внутри сложного желудка и, наконец, во всех подробностях строения служащих для дыхания в воде жабер, вплоть до микроскопических крючков, которыми они очищаются. Вследствие этого можно было бы ожидать, что у немногих видов обоих семейств, живущих на суше, столь же важные аппараты для воздушного дыхания будут также сходны; в самом деле, почему бы только этот единственный аппарат, имеющий одно и то же назначение, оказался бы различным, между тем как другие важные органы вполне между собой сходны или даже тождественны.

Фриц Мюллер заключает, в соответствии с защищаемыми мною взглядами, что это близкое сходство в столь многочисленных чертах строения должно объясняться унаследованием от общего предка. Но так как громадное большинство видов в указанных двух семействах, равно как и большинство всех ракообразных, ведет водный образ жизни, в высшей степени невероятно, что их общий предок был адаптирован к воздушному дыханию. Это заставило Мюллера тщательно изучить аппарат дышащих воздухом видов, и он убедился, что у каждого из них этот аппарат отличался в нескольких существенных чертах, каковы положение отверстий, способ их открывания и закрывания и некоторые другие второстепенные подробности. В настоящее время такие различия вполне понятны, их даже следовало ожидать, исходя из предположения, что виды, принадлежащие к различным семействам, подверглись медленной адаптации ко все более и более продолжительной жизни вне воды и к дыханию воздухом. Вследствие того что эти виды, принадлежащие к различным семействам, должны были в известной мере различаться и, согласно прин-

ципу, что природа каждой вариации зависит от двух факторов — природы организма и свойств окружающих условий, их изменчивость не должна быть совершенно одинаковой. Следовательно, естественный отбор располагал различным материалом или вариациями для работы по упорядочиванию, чтобы достигнуть одинакового функционального результата; понятно, что приобретенные таким образом органы неизбежно должны были различаться между собой. На основании гипотезы отдельных актов творения приводимый пример целиком остается непонятным. Этого рода аргументация, по-видимому, всего более побудила Фрица Мюллера принять те воззрения, которые я привожу в этой книге.

Другой выдающийся зоолог, покойный проф. Клапаред (Claparéde), рассуждая сходным образом, пришел к тому же результату. Он указывает на то, что существуют паразитические клещи (Acaridae), принадлежащие к различным подсемействам и семействам и снабженные прицепками для охватывания волос. Эти органы должны были образоваться независимо, так как не могли быть унаследованы от общего предка, и у различных групп они образованы модификацией разных органов: передних ног, задних ног, челюстей или губ и придатков на нижней поверхности задней части туловища.

Предшествующие примеры показывают, как достигалась одна и та же цель, осуществлялась одна и та же функция у существ, только мало между собой родственных или совсем не родственных, при помощи органов, очень сходных по внешнему виду, но не по развитию. С другой стороны, по обычному в природе правилу одна и та же цель достигается самыми разнообразными средствами, даже иногда у близкородственных форм. Как различны в своем строении оперенное крыло птицы и перепончатое крыло летучей мыши и как еще более различаются четыре крыла бабочки, два крыла мухи и снабженные надкрыльями два крыла жука. Двустворчатые раковины открываются и закрываются, но сколькими разнообразными способами осуществлена конструкция этого шарнира, начиная с длинного ряда плотно захватывающих друг друга зубов, как у Nucula, и кончая простым лигаментом, как у мидии! Семена разносятся или просто благодаря их малым размерам, или их коробочка превращается в легкую оболочку, подобную воздушному шару, или они погружены в питательную ярко окрашенную мякость, образовавшуюся из самых различных частей и привлекавшую птиц, которые и пожирают их, или они снабжены разнообразными крючками и якорями или зазубренными остями, которыми запутываются в шерсти четвероногих, или же, наконец, они снабжены различными по форме и изящными по строению летучками и хохолками, благодаря которым семена подхватываются малейшим ветерком. Приведу еще пример, так как этот вопрос о достижении одной и той же цели различными средствами заслуживает внимания. Некоторые авторы утверждают, что органические существа были созданы различным образом просто ради разнообразия, как игрушки в игрушечной лавке, но такое воззрение на природу совершенно невероятно. Растениям раздельнополым и тем растениям, у которых цветки хотя и обоеполые, но пыльца

не попадает сама на рыльце, необходима посторонняя помощь для оплодотворения. У самых различных растений это достигается благодаря тому, что пыльца, будучи рассыпчатой и легкой, подхватывается ветром и случайно попадает и на рыльце; это, конечно, простейший способ, какой только можно себе представить. Почти такой же простой, хотя и совершенно иной прием, осуществляется у многих растений тем, что их симметричные цветки, выделяющие несколько капель нектара, посещаются вследствие этого насекомыми, которые и переносят пыльцу с тычинок на рыльце.

Начиная с этой простейшей стадии, мы можем проследить почти неистощимый ряд изобретений; все они служат одной и той же цели и осуществлены в основном одинаковым способом, вызвавшим, однако, изменения почти во всех частях цветка. Нектар может отлагаться во вместилищах самой разнообразной формы, а тычинки и пестики могут быть модифицированы самыми различными способами, то образуя своего рода ловушки, то обнаруживая крайне точно согласованные движения, вызываемые раздражимостью или упругостью. От этих органов мы можем пойти еще далее, пока не встретим такой экстраординарной адаптации, как недавно описанной д-ром Крюгером (Crüger) у Coryanthes. У этой орхидеи часть labellum, или нижней губы, образует углубление в виде большого ведрышка, в которое из двух находящихся над ним железистых роговидных отростков непрерывно падают капли почти чистой воды; когда оно наполовину наполняется, вода стекает из него по боковому желобку. Базальная часть губы расположена выше ведрышка и сама также образует углубление в виде камеры с двумя боковыми отверстиями; в этой камере находятся любопытные мясистые гребешки. Самый изобретательный человек, если бы он не видел, что происходит в этом цветке, не отгадал бы, для чего служат все эти части. Но д-р Крюгер видел множество шмелей, посещавших гигантские цветки этой орхидеи не для того, чтобы высасывать нектар, а чтобы обгладывать гребешки в камере губы над ведрышком; делая это, они нередко сталкивали друг друга в ведрышко, и те, у которых крылья вследствие этого намокали, не могли улететь, но должны были проползать через проход, образованный желобком, отводящим воду. Д-р Крюгер наблюдал «непрерывную процессию» шмелей, выбиравшихся таким образом из их невольной ванны. Проход очень узок и сверху прикрыт крышечкой и пестиком, так что шмель, силою пролагая себе путь из цветка, вынужден тереться спинкой сначала о липкое рыльце, а затем о липкие желёзки пыльцевых масс. Приклеенные таким путем к спинке шмеля, который первым выбрался через проход из недавно распустившегося цветка, эти пыльцевые массы выносятся, таким образом, наружу. Д-р Крюгер прислал мне заспиртованный цветок со шмелем, который был убит прежде, чем он успел из него выползти, с прилипшей к его спинке пыльцевой массой. Когда шмель, снабженный такой пыльцевой массой, прилетит на другой цветок или вторично на тот же, его товарищи снова столкнут его в ведрышко, и он снова будет проползать через желобок, пыльцевая масса обязательно придет в соприкосновение с липким рыльцем, пристанет к нему, и цветок окажется

оплодотворенным. Таким образом, мы, наконец, обнаруживаем все значение каждой части цветка: выделяющих воду рожков, ведрышка, наполовину наполненного водой, мешающего шмелю улететь и вынуждающего его ползти в жёлоб и продираться мимо надлежащим образом расположенных липких пыльцевых масс и липкого рыльца.

У другой родственной орхидеи, именно у Catasetum, строение цветка совершенно иное, хотя не менее удивительное и служащее для той же цели. Шмели посещают эти цветки так же, как и цветки Coryanthes, для того чтобы обгладывать губу; при этом они неизбежно задевают за длинный, заостренный на одном конце, чувствительный отросток, или, как я его назвал, сяжок. Этот сяжок при малейшем прикосновении передает раздражение или сотрясение перепонке, которая моментально разрывается, благодаря чему освобождается пружина, которая выбрасывает пыльцевую массу, как стрелу, в надлежащем направлении, так что своим липким концом она пристает к спинке шмеля. Пыльцевая масса мужского растения (у этой орхидеи цветки раздельнополы) переносится таким образом на цветок женского растения, приходит в соприкосновение с его рыльцем, поверхность которого достаточно липка, чтобы порвать эластичные нити и удержать пыльцу, благодаря чему и достигается оплодотворение.[17]

Спрашивается, каким образом можем мы объяснить в этих и во многих других случаях градуальную лестницу усложнения и разнообразные способы достижения одной и той же цели? Ответ, без сомнения, как уже было замечено, таков, что, когда две формы, которые уже отличаются одна от другой в некоторой слабой степени, будут изменяться, эти изменения не могут быть совершенно одинаковыми по своей природе, а следовательно, и результаты, достигаемые посредством естественного отбора для одной и той же цели, не могут быть одинаковыми. Мы не должны также упускать из виду, что каждый высокоразвитый организм прошел через многие изменения и что каждая модификация строения не может легко утрачиваться полностью, а будет вновь и вновь преобразована. Таким образом, строение каждой части любого вида, для чего бы она ни служила, является суммой многих унаследованных изменений, через которые прошел данный вид в своих последовательных адаптациях к менявшимся условиям и образу жизни.

Во многих случаях трудно даже догадаться, через какой ряд переходных форм органы достигли своего современного состояния; тем не менее, имея в виду, как ничтожно число современных, нам известных форм по сравнению с вымершими и нам неизвестными, я в конце концов был удивлен, как редко можно назвать орган, для которого неизвестны ведущие к нему переходные ступени. Несомненно, верно, что новые органы как бы созданы для некоторой специальной цели, редко или даже никогда не возникают у одного какого-нибудь существа; это выражено в старинном, хотя, может быть, и несколько преувеличенном естественноисторическом изречении: «Natura non facit saltum». Мы встречаемся с этим допущением в произведениях почти всех опытных натуралистов; Мильн Эдвардс превосходно выразил ту же мысль в следующих словах: «Природа щедра на многообразие, но крайне скупа на нововведения». Почему же на основа-

нии теории Творения так много разнообразия и так мало действительной новизны? Почему все части и органы многочисленных, совершенно независимых существ, которые, как предполагает эта теория, были созданы каждое отдельно для занятия определенных мест в природе, обыкновенно связаны друг с другом градуальными шагами. Почему Природа не совершает внезапных скачков от одного строения к другому? На основании теории естественного отбора мы можем ясно понять почему: естественный отбор действует, только пользуясь слабыми последовательными вариациями; он никогда не может делать внезапных, больших скачков, а всегда продвигается короткими, но верными, хотя и медленными шагами.

Органы, кажущиеся маловажными, подвержены естественному отбору

Так как естественный отбор действует через посредство жизни и смерти, через выживание наиболее приспособленных особей и истребление менее приспособленных, я иногда испытывал серьезную трудность в том, как объяснить происхождение или образование несущественных частей организма; трудность эта хотя совершенно иного рода, но почти так же велика, как и в отношении наиболее совершенных и сложных органов.

Во-первых, мы слишком мало знаем об общей экономии какого бы то ни было органического существа, чтобы говорить о том, какая незначительная модификация существенна, какая несущественна. В одной из предшествующих глав я приводил примеры таких несущественных признаков, как пушок на плодах или окраска их мякоти, цвет кожи или шерсти четвероногих, которые в силу ли корреляции с конституциональными особенностями или как защита от нападения насекомых могли несомненно подвергнуться действию естественного отбора. Хвост жирафы напоминает искусственную хлопушку для мух, и представляется с первого взгляда невероятным, чтобы он мог быть приложен к его нынешнему назначению путем последовательных слабых модификаций, из которых каждое все лучше и лучше приспосабливало его к такой ничтожной цели, как отпугивание мух; тем не менее даже в этом случае не мешает воздержаться от слишком поспешного суждения, так как мы знаем, что распространение и существование рогатого скота и других животных в Южной Америке прямо зависит от их способности противостоять нападениям насекомых, так что особи, которые могут каким-нибудь способом обороняться от этих мелких врагов, могли бы переходить на новые пастбища и этим путем приобретать значительное преимущество. Не то чтобы крупные четвероногие фактически истреблялись мухами (за исключением некоторых редких случаев), но эти враги, постоянно тревожа их, обессиливают их так, что они становятся более подверженными заболеваниям и менее способными разыскивать себе пищу во время голода или спасаться от хищников.

Органы, теперь имеющие ничтожное значение, в некоторых случаях, вероятно, представляли большую важность для отдаленного предка и

после продолжительного, медленного усовершенствования были переданы почти в том же состоянии нынешним видам, хотя теперь они слабо используются; но всякому действительно вредному уклонению в строении воспрепятствовал бы, конечно, естественный отбор. Зная, какое важное значение играет хвост как орган передвижения у большинства водных животных, можно, по-видимому, объяснить его обычное наличие и использование для разных целей у столь многих сухопутных животных, у которых легкие, т. е. модифицированный плавательный пузырь, обнаруживают их водное происхождение. Хорошо развитый хвост, образовавшийся у водного животного, мог впоследствии найти себе применение и в совершенно иных направлениях: как хлопушка для мух, как хватательный орган или как помощь при поворачивании, как у собак, хотя в этом последнем случае значение его едва ли существенно, так как заяц, почти лишенный хвоста, делает повороты гораздо быстрее.

Во-вторых, мы можем легко ошибиться, приписывая важность известным признакам и предполагая, что они выработались посредством естественного отбора. Мы ни в коем случае не должны упускать из виду следующих факторов: последствий определенного влияния перемен в жизненных условиях; так называемых спонтанных вариаций, по-видимому, только очень мало зависящих от свойств окружающих условий; тенденции возвращаться к давно утраченным признакам; сложных законов роста, как-то корреляции, компенсации и взаимного давления различных частей и т. д.; наконец, полового отбора, при помощи которого признаки, полезные для одного пола, нередко приобретаются и затем передаются более или менее совершенно другому полу, хотя для него они и бесполезны. Но структуры, приобретенные таким косвенным путем и первоначально совершенно бесполезные для вида, могут впоследствии оказаться полезными для его модифицированных потомков при новых условиях их жизни и вновь приобретенных привычках.

Если бы существовали только зеленые дятлы, и мы не знали бы о существовании черных и пестрых, мы, осмелюсь утверждать, воображали бы, что зеленый цвет представляет прекрасную адаптацию, для того чтобы скрывать эту древесную птицу от ее врагов, и, следовательно, представляет признак, весьма существенный и приобретенный при помощи естественного отбора; на деле же эта окраска, вероятно, главным образом обязана своим происхождением половому отбору. Одна вьющаяся пальма на Малайском архипелаге вползает на самые высокие деревья при помощи изумительно искусно построенных крючков, собранных на концах ветвей, и это изобретение, без сомнения, оказывает чрезвычайно важную услугу растению. Но так как почти такие же крючки встречаются на многих деревьях невьющихся, у которых, как можно судить по распределению колючих видов Африки и Южной Америки, они служат защитой от пасущихся четвероногих, то колючки нашей пальмы могли сначала развиться для этой цели, и только впоследствии, когда растение испытало дальнейшую модификацию и сделалось вьющимся, крючки усовершенствовались и доставили преимущество растению. Обнаженная кожа на голове грифа обыкновенно рассматривается как прямая адаптация для

копания в падали, и таким образом она может быть результатом действия гниющих веществ; но приходится очень осторожно делать такие выводы, когда мы видим, что у всегда питающегося чистой пищей самца индюка кожа на голове также голая. Черепные швы у молодых млекопитающих подвинулись так далеко, что рассматривались как прекрасные адаптации, облегчающие акт родов, и, без сомнения, они могут ему способствовать или даже оказаться необходимыми; но так как эти швы существуют и на черепах молодых птиц и пресмыкающихся, которым приходится только вылупляться из яйца, то мы вправе заключить, что это строение вытекает из самих законов роста, и только впоследствии оно сделалось полезным при акте рождения высших животных.

Мы почти ничего не знаем о причине каждой слабой вариации или индивидуального различия; в этом нетрудно убедиться, если обратить внимание на различия между породами наших одомашненных животных в различных странах, в особенности же в странах малоцивилизованных, где почти не применялся методический отбор. Животные, содержимые дикарями различных стран, нередко вынуждены сами бороться за свое существование и до некоторой степени подвергаются естественному отбору, а особи с незначительными различиями в конституции могут лучше преуспевать в различных климатических условиях. Что касается рогатого скота, то его чувствительность к нападению мух, а также подверженность действию некоторых ядовитых растений находится в коррелятивном отношении с мастью, так что даже окраска животного будет подчиняться действию естественного отбора. Некоторые наблюдатели убеждены, что влажный климат действует на рост волос и что с ростом волос коррелятивно связан и рост рогов. Горные породы обыкновенно отличаются от равнинных пород; гористая местность, по всей вероятности, влияет на задние конечности вследствие их более значительного упражнения, а может быть, и на форму таза; а затем, по закону гомологичной вариации, это может, пожалуй, воздействовать на передние конечности и на голову. Форма таза в свою очередь вследствие давления может повлиять и на форму некоторых частей детеныша в матке. Мы имеем полное основание утверждать, что усиленное дыхание в высоко расположенных местностях ведет к увеличению размеров груди, и здесь опять-таки скажется корреляция. Последствия ослабленного упражнения в связи с обильным питанием, быть может, еще более существенно для всей организации; в этом, как показал недавно Г. фон Натузиус (Nathusius) в своем превосходном трактате, по-видимому, заключается главная причина глубоких модификаций, которым подверглись породы свиней. Но наше незнание так глубоко, что мы не можем пускаться в оценку относительного значения различных известных и неизвестных нам причин вариации; я привел эти замечания, только чтобы показать, что мы не способны объяснить характерные различия некоторых наших домашних пород, относительно которых тем не менее все согласны, что они произошли путем обычного размножения от одной или нескольких родоначальных форм. Мы не должны придавать особое значение незнанию точной причины слабых аналогичных различий между истинными видами.

Насколько верна доктрина утилитарности; как приобретается красота

Предшествующие замечания вынуждают меня сказать несколько слов по поводу высказанного недавно несколькими натуралистами протеста против доктрины утилитарности, предполагающей, что каждая деталь строения выработалась на пользу своего обладателя. Они полагают, что многие черты строения созданы ради их красоты, для услаждения человека или самого Творца (это последнее предположение выходит за предел научного обсуждения), или же просто ради разнообразия, — точка зрения, которую мы уже имели случай обсудить. Если бы такая доктрина была верна, она оказалась бы роковой для моей теории. Я вполне допускаю, что многие черты строения в настоящее время бесполезны для их обладателей и, вероятно, не имели значения и для их предков, но это не доказывает, что они были созданы исключительно ради красоты или многообразия. Не подлежит сомнению, что определенное действие перемен в окружающих условиях и только что перечисленных разнообразных причин модификаций совместно привели к результату, возможно, даже значительному, но не связанному с осуществлением какой-бы то ни было пользы.[18] Но еще важнее другое соображение, что все главнейшие черты организации любого живого существа определяются наследственностью; отсюда многие черты строения не связаны в настоящее время тесно непосредственно с современным образом жизни, хотя каждое создание несомненно хорошо приспособлено к занимаемому им месту в природе. Таким образом, мы едва ли можем полагать, что снабженные перепонками ноги горного гуся или фрегата приносят особую пользу этим птицам; мы не может также полагать, что сходные кости в руках обезьяны, передних ногах лошади, крыле летучей мыши и ластах тюленя особенно полезны этим животным. Эти черты их строения мы можем с уверенностью приписать наследственности. Но снабженные перепонками ноги были несомненно столь же полезны предку горного гуся или фрегата, насколько они полезны в настоящее время большинству современных водных птиц. Точно так же мы можем быть уверены, что предок тюленя обладал не ластом, а ногой с пятью пальцами, приспособленными для хождения или хватания; мы можем предположить далее, что некоторые кости в конечностях обезьяны, лошади и летучей мыши первоначально развивались на основании принципа полезности, по всей вероятности, путем редукции большинства из многочисленных костей в плавнике какого-нибудь древнего рыбообразного предка всего класса. Едва ли можно решить, какую поправку нужно внести за счет таких причин, каковы определенное изменение внешних условий, так называемые спонтанные вариации и сложные законы роста; но мы вправе заключить, что, за этими важными исключениями, строение каждого живого существа прямо или косвенно полезно в настоящее время или было некогда полезно для его обладателя.

[19]Что касается веры, будто органические существа созданы прекрасными для услаждения человека, веры, которая, по мнению некоторых, подрывает целиком мою теорию, я прежде всего должен заметить, что чув-

ство красоты, очевидно, зависит от свойств ума, независимо от какого-нибудь реального качества, присущего предмету наслаждения; к тому же мысль о том, что признавать красивым, нельзя считать прирожденной или неизменной. Доказательством служит, например, тот факт, что люди различных рас восхищаются совершенно различными типами женской красоты. Если прекрасные предметы были созданы исключительно для удовольствия человека, то следовало бы доказать, что до появления человека на земле было менее красоты, чем после его выхода на арену. Разве прелестные раковины Conus и Voluta эоценной эпохи или изящная скульптура аммонитов вторичного периода [мезозойской эры] были созданы затем, чтобы человек по истечении веков стал любоваться ими в коллекциях музеев? Немного имеется более прекрасных предметов, чем мельчайшие кремниевые панцири диатомей; что же, и они были созданы для того, чтобы их можно было рассматривать и любоваться ими при самых сильных увеличениях микроскопа? Красота в этих и во многих других случаях, по-видимому, исключительно зависит от симметрии роста. Цветки считаются самыми прекрасными произведениями природы, но они заметно контрастируют с зеленой листвой и тем самым прекрасны, так что легко подмечаются насекомыми. Я пришел к этому заключению на основании неизменного правила, что цветок никогда не обладает ярко-окрашенным венчиком, если оплодотворяется ветром. Некоторые растения постоянно приносят двоякого рода цветки: одни открытые и окрашенные, привлекающие насекомых, другие закрытые, неокрашенные, лишенные нектара и никогда не посещаемые насекомыми. Отсюда мы вправе заключить, что если бы на поверхности земли не существовало насекомых, наши растения не были бы усыпаны прекрасными цветками, производили бы только такие жалкие цветки, какие мы видим на сосне, дубе, лещине, ясене или на наших злаках, шпинате, щавеле и крапиве, которые все опыляются при содействии ветра. Подобный ход рассуждения применим и к плодам; каждый согласится, что зрелая земляника или вишня одинаково приятны и для глаза, и на вкус, что ярко окрашенный плод бересклета или красные ягоды падуба сами по себе красивы. Но эта красота служит только для привлечения птиц и зверей, для того чтобы они пожирали плоды и разносили зрелые семена; я прихожу к этому заключению на основании того правила, не представляющего ни одного исключения, что таким образом всегда разносятся семена, заключенные в плодах всякого рода (т. е. внутри мясистой или сочной оболочки), если они ярко окрашены или бросаются в глаза белым или черным цветом.

С другой стороны, я охотно допускаю, что значительное число самцов, как например все наши самые красивые птицы, некоторые рыбы, пресмыкающиеся и млекопитающие и множество великолепно окрашенных бабочек, сделались прекрасными только ради красоты; но это было достигнуто путем полового отбора, т. е. в силу постоянного предпочтения, оказываемого самками более красивым самцам, но не ради услаждения человека. То же верно и в применении к пению птиц. Из всего этого мы вправе заключить, что приблизительно одинаковый вкус к прекрасным краскам и музыкальным звукам проходит через значительную часть животного

царства. У птиц и бабочек самки нередко так же прекрасно окрашены, как и самцы; причина, по-видимому, лежит в том, что окраска, приобретенная путем полового отбора, была передана обоим полам, а не только одним самцам. В высшей степени темный вопрос, каким образом чувство красоты в его простейшем виде, т. е. в форме ощущения особого удовольствия, вызываемого определенными окрасками, формами и звуками, впервые возникло в уме человека и более низкоорганизованных животных. Та же самая трудность встречается и при обсуждении вопроса, почему известные вкусовые ощущения и запахи приятны, а другие неприятны. Привычка, по-видимому, во всех этих случаях играла известную роль; но должна быть и более глубокая причина, лежащая в самом складе нервной системы у каждого вида.[19]

Возможно, что естественный отбор не может создавать какую-либо модификацию, исключительно полезную для другого вида, хотя повсюду в природе одни виды постоянно извлекают пользу из строения других. Но естественный отбор может производить и часто производит органы, непосредственно вредные для других животных, как например ядовитые зубы гадюки и яйцеклад наездника, при помощи которого яйца откладываются в живые тела других насекомых. Если бы можно было доказать, что какая-либо часть строения была образована у одного вида исключительно на пользу другого вида, это уничтожило бы мою теорию, потому что такая часть не могла бы быть осуществлена путем естественного отбора. Хотя много подобных утверждений можно встретить в сочинениях по естественной истории, я не нашел ни одного, который казался бы мне значительным. Допускают, что ядовитые зубы служат гремучей змее для самозащиты и для убийства своей добычи, но некоторые авторы предполагают, что ее гремучий аппарат наносит ей самой вред, так как предостерегает ее жертву. Я почти также легко готов поверить, что кошка, готовясь прыгнуть, кружит кончиком своего хвоста для того, чтобы предостеречь обреченную мышь. Гораздо вероятнее предположить, что гремучая змея пользуется своей гремушкой, кобра раскрывает свой воротник, а шумящая гадюка надувается с громким, пронзительным шипеньем, для того чтобы напугать многих птиц и зверей, которые, как известно, нападают даже на самые ядовитые виды. Змеи действуют в силу того же принципа, который заставляет курицу растопыривать перья и распускать крылья, когда собака приближается к ее цыплятам; но у меня нет здесь места, чтобы распространяться о тех многочисленных способах, при помощи которых животные пытаются отпугивать своих врагов.

Естественный отбор никогда не может привести к образованию у существа какой бы то ни было структуры, скорее вредной, чем полезной, потому что естественный отбор действует только на благо каждого существа и через посредство этого блага. Никогда не сможет образоваться орган, как заметил Пейли (Paley), со специальной целью причинять боль или какой-либо вред его обладателю. Если подвести итог добру и злу, причиняемому каждой части организации, то в целом каждая данная часть окажется полезной. Если с течением времени при меняющихся жизненных условиях какая-либо часть сделается вредной, она будет модифицирована,

а если этого не произойдет, то исчезнет само существо, как мириады их уже исчезли.

Естественный отбор склонен лишь сделать каждое органическое существо столь же совершенным или немного более совершенным, чем другие обитатели той же страны, с которыми оно вступает в конкуренцию. И мы видим, что таково мерило совершенства, достигаемого в природе. Эндемичные формы, например Новой Зеландии, совершенны при сравнении их друг с другом, но в настоящее время они быстро уступают натиску легионов растений и животных, ввозимых из Европы. Естественный отбор не создает абсолютного совершенства, да мы и не встречаем его в природе, насколько мы в состоянии судить. По словам Мюллера, поправка на аберрацию света не вполне совершенна даже в этом наиболее совершенном из органов — в человеческом глазе. Гельмгольц (Helmholtz), суждения которого никто не станет оспаривать, описав в самых сильных выражениях удивительные свойства человеческого глаза, добавляет следующие замечательные слова: «Открытые нами неточности и несовершенства оптического аппарата и изображения на ретине ничто по сравнению с несообразностями, с которыми мы только что встретились в области ощущений. Можно сказать, что природа словно тешилась, нагромождая противоречия ради того, чтобы устранить всякое основание для теории предустановленной гармонии между внешним и внутренним мирами». Если наш разум внушает нам чувство изумления перед множеством неподражаемых изобретений в природе, то он же учит нас, что другие изобретения менее совершенны, хотя мы в обоих случаях можем допустить ошибки. Можем ли мы считать совершенным жало пчелы, которое при употреблении его против некоторых из врагов не может быть извлечено из-за обращенных назад зубцов и тем неизбежно причиняет смерть насекомому, у которого вырываются внутренности.

Если мы предположим, что жало пчелы существовало у отдаленного предка в качестве буравящего зазубренного инструмента, какие встречаются у многочисленных форм этого обширного отряда, что с тех пор оно модифицировалось, хотя и не усовершенствовалось для выполнения своего современного назначения, и что яд, первоначально адаптированный для совершенно иного назначения, как например образования галлов, также усилился, то, может быть, поймем, почему употребление жала может так часто сопровождаться смертью насекомого; в самом деле, если способность жалить окажется в общем полезной для всего сообщества, она будет соответствовать всем требованиям естественного отбора, хотя бы и причиняла смерть немногим членам сообщества. Если мы удивляемся поистине чудесной силе обоняния, благодаря которой самцы многих насекомых разыскивают своих самок, можем ли мы в одинаковой мере восхищаться тем, что ради этой единственной цели развиваются тысячи трутней, которые во всех других отношениях совершенно бесполезны для сообщества и которые в конце концов умерщвляются их более трудолюбивыми и бесплодными сестрами? Возможно, это и трудно, но мы должны восхищаться дикой инстинктивной ненавистью пчелиной матки, побуждающей ее истреблять молодых маток, своих дочерей, при самом их рож-

дении или самой погибнуть в этом сражении, так как это несомненно благоприятно для всего сообщества; материнская любовь или материнская ненависть, хотя последняя, по счастью, крайне редка, равны перед неумолимым принципом естественного отбора. Если мы восхищаемся разнообразными искусными изобретениями, с помощью которых орхидеи и многие другие растения опыляются при содействии насекомых, то можем ли мы считать одинаково совершенной выработку нашими соснами целых облаков пыльцы только для того, чтобы несколько пыльцевых зерен случайно при содействии ветра достигло семяпочек?

Краткий обзор. Законы единства типа и условий существования охватываются теорией естественного отбора

Мы обсудили в этой главе трудности и возражения, которые могут быть выдвинуты против моей теории. Многие из них серьезны; но я полагаю, что при их обсуждении нам удалось объяснить некоторые факты, остающиеся совершенно непонятными с точки зрения веры в независимые акты творения. Мы видели, что виды в каждый данный период не безгранично изменчивы и не связаны друг с другом множеством промежуточных градаций; причина отчасти в том, что естественный отбор — всегда процесс крайне медленный и в каждый данный момент действует только на небольшое число форм, отчасти же в том, что самый процесс естественного отбора предполагает постоянное вытеснение и истребление предшествующих и промежуточных градаций. Близкородственные виды, теперь занимающие непрерывные области, во многих случаях должны были образоваться, когда область эта не была непрерывной и когда жизненные условия в ее различных частях не переходили нечувствительно одни в другие. Когда две разновидности образуются в двух районах одной непрерывной области, нередко может образоваться промежуточная разновидность, приспособленная к промежуточному поясу; но по вышеизложенным соображениям эта промежуточная разновидность будет обычно представлена меньшим числом особей, чем те две формы, которые она соединяет; следовательно, при дальнейшем ходе модификаций эти две формы благодаря своей большей численности будут обладать большим преимуществом над малочисленной промежуточной разновидностью и будут обычно с успехом ее вытеснять и, наконец, истребят ее.

Мы видели в этой главе, сколь осторожными нужно быть, утверждая, что разные образы жизни не могут постепенно переходить друг в друга; что летучая мышь, например, не могла образоваться путем естественного отбора из животного, первоначально только скользившего по воздуху.

Мы видели, что вид при новых условиях жизни может менять свой образ жизни или может иметь разнообразные привычки, порою совершенно несходные с привычками ближайших к нему видов того же рода. Отсюда помня, что каждое органическое существо пытается жить всюду, где оно может жить, мы можем понять, каким образом возникли такие

формы, как горный гусь с перепончатыми лапами, живущий на земле дятел, ныряющие дрозды и буревестники с образом жизни чистиков.

Утверждение, что столь совершенный орган, как глаз, мог возникнуть путем естественного отбора, способно поразить всякого; тем не менее, если мы знаем для любого органа длинный ряд градуальных усложнений, из которых каждое полезно для его обладателя, то при меняющихся условиях жизни приобретение путем естественного отбора любой возможной степени совершенства органа логически вполне возможно. В тех случаях, когда нам неизвестны промежуточные или переходные стадии, мы должны быть весьма осторожны в заключении, что они никогда и не существовали, так как метаморфоз многих органов показывает, какие удивительные изменения функции оказываются по крайней мере возможными. Плавательный пузырь, например, по-видимому, превратился в дышащие воздухом легкие. Один и тот же орган, исполнявший одновременно различные функции, а затем отчасти или вполне специализировавшийся на одной из них, или два разных органа, исполнявшие одновременно одну и ту же функцию, причем один совершенствовался благодаря содействию другого, во многих случаях значительно облегчали такой переход.

Мы видели, что у двух существ, далеко отстоящих друг от друга в системе природы, могли образоваться отдельно и вполне независимо органы, служащие для одной и той же цели и по внешнему виду близко между собой сходные; однако при более внимательном исследовании этих органов почти всегда возможно найти существенные различия в их строении, и это, разумеется, вытекает из принципа естественного отбора. С другой стороны, самое обычное и всеобщее правило природы сводится к бесконечному разнообразию структур, служащих для достижения одной и той же цели, и это опять-таки, естественно, вытекает из того же великого принципа.

Во многих случаях недостаток знаний не позволяет утверждать, что известная часть (или органы) несущественна для благосостояния вида, и потому модификация в ее строении не могла медленно кумулироваться естественным отбором. Во многих других случаях модификация, по всей вероятности, являлась прямым результатом законов вариации или роста, независимо от того, приносили ли они какую-нибудь пользу. Но мы можем быть уверены, что и подобного рода черты строения позднее, при новых жизненных условиях, часто использовались на благо данного вида и подвергались дальнейшей модификации. Мы можем быть также убеждены в том, что часть, первоначально весьма важная, нередко сохранялась (как, например, хвост водного животного у его наземных потомков), хотя она приобретала столь малое значение, что в своем современном состоянии она и не могла бы быть приобретена путем естественного отбора.

Естественный отбор не может произвести у одного вида чего-нибудь такого, что служило бы исключительно на пользу или во вред другому виду, хотя он легко может произвести части, органы или выделения весьма полезные, даже необходимые или, наоборот, крайне вредные для другого вида, но во всех таких случаях они в то же время будут полезны для их обладателя. Во всякой густо населенной стране естественный отбор действует через конкуренцию ее обитателей и поэтому обеспечивает успех

в жизненных столкновениях только в соответствии с масштабом, свойственным данной стране. Отсюда обитатели одной, обычно меньшей страны нередко вытесняются обитателями другой страны, обычно большей. И это понятно; в большей стране имеется большее число особей и больше разнообразных форм, а конкуренция отличается большей суровостью; следовательно, и мерило совершенства выше. Естественный отбор не приводит обязательно к абсолютному совершенству; насколько мы можем судить при помощи наших ограниченных способностей, абсолютное совершенство в действительности нигде не осуществлялось.

На основании теории естественного отбора мы ясно понимаем полный смысл старинного естественноисторического правила: «Natura non facit saltum». Это правило, если мы ограничимся только современными обитателями земли, не вполне верно; но если мы включим все существа прошлых времен, как нам известные, так и неизвестные, то на основании этой теории оно должно оказаться безусловно верным.

Общепризнано, что органические существа созданы по двум великим законам — Единства Типа и Условий Существования. Под единством типа подразумевается то основное сходство в строении, которое мы усматриваем у органических существ одного класса и которое совершенно не зависит от их образа жизни. По моей теории единство типа объясняется единством происхождения. Выражение «условия существования», на котором так часто настаивал знаменитый Кювье, вполне охватывается принципом естественного отбора. Естественный отбор действует либо в настоящее время путем адаптации варьирующих частей каждого существа к органическим и неорганическим условиям его жизни, либо путем адаптации их в прошлые времена. При этом адаптациям содействовало во многих случаях усиленное употребление или, наоборот, неупотребление частей, на них влияло прямое действие внешних условий и они подчинялись во всех случаях различным законам роста и вариаций. Отсюда в действительности закон Условий Существования является высшим законом, так как он включает, через унаследование прежних вариаций и адаптаций, и закон Единства Типа.

Глава VII

РАЗНООБРАЗНЫЕ ВОЗРАЖЕНИЯ ПРОТИВ ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА[1]

Долговечность. — Модификации не обязательно одновременны. — Модификации, видимо, не приносящие прямой пользы. — Прогрессивное развитие. — Признаки малой функциональной важности наиболее постоянны. — Предполагаемая недостаточность естественного отбора для объяснения начальных стадий полезных особенностей строения. — Причины, препятствующие приобретению полезных особенностей путем естественного отбора. — Градации структуры, сопровождаемые сменой функции. — Широко различающиеся органы у представителей одного класса, развившиеся из одного и того же источника. Основания для неверия в большие и резкие модификации.

Я посвящу эту главу рассмотрению целого ряда разнообразных возражений, которые были выдвинуты против моих воззрений, так как этим путем может лучше выясниться кое-что из обсуждавшегося ранее; но было бы бесполезно разбирать все возражения, так как многие из них были сделаны авторами, которые не дали себе труда понять сам предмет. Так, например, один известный немецкий натуралист утверждал, что самая слабая сторона моей теории заключается в том, что я рассматриваю все органические существа как несовершенные. Между тем в действительности я говорю, что все они не настолько совершенны, какими они могли бы быть по отношению к окружающим их условиям; и доказательством этому служат многочисленные туземные формы во многих частях земного шара, которые уступали свои места вторгавшимся чужеземцам. Ни одно органическое существо, даже совершенно адаптированное к окружающим условиям в одно какое-нибудь время, не могло остаться таковым после перемен, происшедших в условиях, если само оно не изменяется соответствующим образом; и никто, конечно, не станет оспаривать того, что физические условия каждой страны, равно как и количество, и характер ее обитателей, претерпели много перемен.

Недавно один критик, щеголяя математической точностью, утверждал, что долговечность весьма выгодна всем видам, и поэтому сторонник естественного отбора «должен построить свое генеалогическое древо» так, что все потомки долговечнее своих предков! Неужели наш критик не может понять, что двухлетнее растение или одно из низших животных может обитать в холодном климате и погибать там каждую зиму и, однако, выживать из года в год при помощи своих семян или яиц благодаря пре-

имуществам, приобретенным путем естественного отбора? М-р Рей Ланкестер (Ray Lankester) недавно обсуждал этот вопрос, и — насколько крайняя сложность предмета дает возможность составить определенное суждение — он приходит к заключению, что долговечность обычно связана с положением вида на органической лестнице, а также с объемом затрат организма на воспроизведение и на общую деятельность. А эти условия, вероятно, в весьма значительной мере определились посредством естественного отбора.

Указывали, что ни одно из египетских животных и растений, о которых мы кое-что знаем, не модифицировалось в течение последних трех или четырех тысячелетий; точно так же, вероятно, этого не произошло в любой другой части света. Но, по замечанию м-ра Дж. Г. Луиса (G. H. Lewes), эта аргументация неубедительна, потому что древние домашние расы, изображенные на египетских памятниках или набальзамированные, весьма близко схожи или даже тождественны с живущими в настоящее время; а между тем все натуралисты признают, что эти расы произошли путем модификации их исходных типов. Многие животные, сохранившиеся неизменными с начала ледникового периода, могли бы служить несравненно более разительным примером, потому что они подвергались бóльшим переменам климата и переселялись на бóльшие расстояния, тогда как в Египте жизненные условия за последние несколько тысячелетий оставались, насколько мы знаем, вполне однообразными. Факт незначительности или даже полного отсутствия модификаций со времени ледникового периода с некоторым успехом мог бы быть обращен против тех, кто верит во врожденный и необходимый закон развития; но он совершенно бессилен против учения о естественном отборе, или выживании наиболее приспособленного, учения, которое предполагает, что вариации или индивидуальные различия, когда они полезны, сохраняются, но это осуществляется лишь при некоторых благоприятных условиях.

Знаменитый палеонтолог Бронн в конце своего немецкого перевода моей книги спрашивает, как сообразно принципу естественного отбора разновидность может жить бок о бок с породившим ее видом? Если оба они приспособлены к слегка различному образу жизни или условиям, то они могут жить вместе; и если мы оставим в стороне полиморфные виды, изменчивость которых, по-видимому, отличается особыми свойствами, и все чисто временные вариации, каковы размер, альбинизм и пр., то более постоянные разновидности, насколько я мог выяснить, обычно населяют различные стации, как например возвышенности или низменности, сухие или сырые участки. Более того, у животных, которые много кочуют и легко скрещиваются между собой, разновидности, по-видимому, часто приурочены к различным регионам.

Бронн утверждает также, что отдельные виды никогда не отличаются друг от друга единственным признаком, но всегда многими; и он спрашивает, почему многие части организации модифицировались одновременно путем вариации и естественного отбора? Но здесь нет необходимости предполагать, что все части какого-либо существа модифицировались одновременно. Самые резкие модификации, отлично адаптированные

к какой-нибудь цели, как уже было замечено раньше, могут быть приобретены при помощи последовательных вариаций, хотя бы и слабых, сначала в одной части, затем в другой; а так как они передаются все вместе, то и производят на нас такое впечатление, будто они возникли одновременно. Впрочем, лучшим ответом на вышеприведенное возражение могут служить те домашние расы, которые были модифицированы для специального назначения, главным образом посредством способности человека производить отбор. Посмотрите на скаковую и ломовую лошадь или на борзую собаку и мастифа. Всё их телосложение и даже их психические черты модифицированы, а между тем, если бы мы могли проследить каждый шаг в истории их превращения, а последние шаги проследить возможно, мы не увидели бы крупных и одновременных перемен, а лишь легкие модификации и усовершенствования сначала одной части, а затем другой. Даже в том случае, когда отбор применялся человеком лишь к какому-нибудь одному признаку, чему лучшим примером могут служить наши разводимые растения, мы неизбежно замечаем, что хотя крупные преобразования вызваны только в одной части, будь то цветок, плод или листья, почти все другие части претерпели легкие модификации. Это можно объяснить отчасти принципом коррелятивного роста, а отчасти так называемой спонтанной вариацией.

Гораздо более серьезное возражение было выставлено Бронном, а недавно также и Брока (Broca), а именно, что многие признаки кажутся не приносящими никакой пользы их обладателям, и потому они не могли испытывать на себе влияния естественного отбора. Бронн указывает, например, на длину ушей и хвостов у различных видов зайцев и мышей, сложные складки эмали на зубах многих животных и на множество аналогичных примеров. Применительно к растениям этот вопрос был разобран Негели (Nägeli) в его прекрасном исследовании. Он признает, что естественный отбор сделал многое, но настаивает на том, что семейства растений отличаются друг от друга главным образом морфологическими признаками, которые, по-видимому, совершенно неважны для благополучия видов. Поэтому он верит в прирожденную наклонность к прогрессивному и более совершенному развитию. Он указывает на расположение клеток в тканях и листьев на осевых частях как на примеры, в которых естественный отбор не мог действовать. К этому можно прибавить также число частей цветка, положение семяпочек, форму семян, когда она не приносит никакой пользы при их рассеивании, и т. д.

Вышеприведенное возражение весьма серьезно. Тем не менее мы должны прежде всего быть крайне осторожны в своем стремлении решать, какие черты строения полезны в настоящее время или были полезны раньше каждому виду. Во-вторых, следует постоянно помнить, что когда модифицируется одна часть, то же случается и с другими вследствие причин, не вполне выясненных, каковы, например, усиленный или уменьшенный приток пищи к одной части, взаимное давление частей, действие ранее развившейся части на развивающуюся вслед за нею и т. д., равно как вследствие других причин, приводящих к многочисленным и таинственным случаям корреляции, которых мы по крайней мере не понимаем.

Все эти факторы ради краткости можно объединить под общим выражением: законы роста. В-третьих, мы должны допустить прямое и определенное действие перемен в жизненных условиях и так называемые спонтанные вариации, в которых свойства окружающих условий играют, по-видимому, совершенно подчиненную роль. Почковые вариации, как например появление махровой розы на обыкновенной розе или нектарин на персиковом дереве, представляют хорошие примеры спонтанных вариаций. Но даже в этих случаях, если мы припомним способность ничтожной капли яда образовать сложные галлы, мы не можем быть вполне уверенными в том, что вышеуказанные вариации не являются результатом какой-нибудь местной модификации свойств сока, зависящего от перемен в окружающих условиях. Для каждого легкого индивидуального различия должна существовать какая-нибудь вызвавшая его причина, так же как и для возникающих время от времени более сильно выраженных вариаций; и если неизвестная причина будет действовать упорно, то почти несомненно, что все особи данного вида будут модифицированы сходным образом.

В прежних изданиях этой книги я, как мне теперь кажется, недооценил, насколько часты и важны модификации, зависящие от спонтанной изменчивости. Но невозможно объяснить этой причиной бесчисленное множество черт строения, столь хорошо адаптированных к образу жизни каждого вида. Это столь же мало вероятно, как и возникновение по той же причине хорошо адаптированной скаковой лошади или борзой собаки, которые возбуждали такое изумление в умах прежних натуралистов, пока не был хорошо понят принцип отбора человеком.

Нелишним будет пояснить примерами некоторые из предыдущих замечаний. Относительно предполагаемой бесполезности различных частей и органов едва ли нужно указывать, что даже у высших и наилучше известных животных существует много черт строения, которые настолько высоко развиты, что никто не сомневается в их важности, и, однако, их применение до сих пор не выяснено или было выяснено только недавно. Бронн указывает на длину ушей и хвоста у различных видов мышей как на примеры различий в строении, которые не имеют никакого специального применения; но по этому поводу я могу упомянуть, что, по исследованиям д-ра Шёбля (Schöbl), наружное ухо обыкновенной мыши чрезвычайно обильно снабжено нервами, так что оно, без сомнения, служит органом осязания; следовательно, длина ушей едва ли может быть совершенно несущественным признаком. Мы сейчас увидим также, что хвост для некоторых видов служит весьма полезным хватательным органом, а в таком случае его применение находится в большой зависимости от его длины.

Что же касается растений, которыми я исключительно и займусь далее в связи со статьей Негели, то все, конечно, согласятся с тем, что цветки орхидей представляют множество любопытных подробностей строения, на которые несколько лет назад посмотрели бы как на простые морфологические различия, не имеющие никакой специальной функции; между тем в настоящее время известно, что они имеют величайшее значение для оплодотворения видов при помощи насекомых и, вероятно, были

приобретены путем естественного отбора. До последнего времени никому не пришло бы в голову, что неодинаковая длина тычинок и пестиков у диморфных и триморфных растений и их расположение могли иметь какое-нибудь значение, а теперь мы знаем, что это именно так.

В некоторых целых группах растений семяпочки прямостоячие, в других висячие, а у некоторых немногих растений в одной и той же завязи одна семяпочка занимает первое из указанных положений, а другая — второе. Эти положения с первого взгляда кажутся чисто морфологическими признаками, т. е. не имеющими никакого физиологического значения; но д-р Хукер сообщает мне, что в одной и той же завязи иногда оплодотворяются только верхние семяпочки, а в других случаях только нижние, и он предполагает, что это, вероятно, зависит от направления, в каком пыльцевые трубки входят в завязь. Если это так, то положение семяпочек, даже когда в одной и той же завязи одна из них прямостоячая, а другая висячая, может явиться результатом отбора некоторых легких уклонений в положении, благоприятствующих оплодотворению и образованию семян.

Некоторые растения, принадлежащие к разным семействам, обычно образуют двоякого рода цветки: одни открытые, обычного строения, другие закрытые и недоразвитые. Эти два рода цветков иногда удивительно разнятся друг от друга по строению, тем не менее можно видеть, как они постепенно переходят друг в друга на одном и том же растении. Обыкновенные открытые цветки могут скрещиваться между собою и, таким образом, обеспечивают те выгоды, которые, конечно, получаются при таком процессе. Однако закрытые и недоразвитые цветки, очевидно, имеют весьма большое значение, так как они наверняка приносят известное количество семян с затратой поразительно малого количества пыльцы. Эти два рода цветков, как только что было указано, часто сильно разнятся между собою по строению. Лепестки у недоразвитых цветков почти всегда состоят из одних рудиментов, и диаметр пыльцевых зерен уменьшен. У Ononis columnae пять из чередующихся тычинок рудиментарны, а у некоторых видов Viola в таком состоянии находятся три тычинки, так что лишь две сохраняют свою нормальную функцию, да и те очень малых размеров. В 6 из 30 закрытых цветков одной «индийской фиалки» (название мне неизвестно, так как эти растения никогда не производили у меня вполне развитых цветков) вместо нормального числа — пяти чашелистиков развились только три. В одном подсемействе Malpighiaceae закрытые цветки, по исследованиям А. де Жюссье (A. de Jussieu), модифицированы еще больше, так как пять тычинок, супротивных чашелистикам, все атрофированы и развивается только одна шестая, помещающаяся против лепестка, и этой последней тычинки нет в обыкновенных цветках этого вида; столбик не развит, и число завязей сведено к двум вместо трех. И вот, хотя естественный отбор мог, без сомнения, воспрепятствовать раскрыванию некоторых из цветков и уменьшить расходование пыльцы, так как прежнее ее количество было бы излишним в закрытых цветках, однако же едва ли какая-нибудь из вышеуказанных специальных модификаций возникла таким именно образом, но скорее явилась послед-

ствием законов роста, включающих функциональную бездеятельность частей, во время постепенного сокращения количества пыльцы и закрывания цветков.

Надлежащая оценка важности последствий законов роста настолько необходима, что я приведу еще несколько добавочных примеров другого рода, а именно примеров различий в одной и той же части или органе, зависящих от различий в их относительном положении на данном растении. У испанского каштана и у некоторых хвойных деревьев углы расхождения листьев, по исследованиям Шахта (Schacht), неодинаковы на почти горизонтальных и на прямостоящих ветвях. У обыкновенной руты и некоторых других растений один цветок, обыкновенно центральный или верхушечный, раскрывается первым и имеет пять чашелистиков и лепестков и пятираздельную завязь, между тем как все другие цветки на том же растении четырехчленны. У британской Adoxa верхушечный цветок обычно имеет двулопастную чашечку и остальные органы четырехчленные, тогда как у окружающих цветков чашечка обычно трехлопастная, а остальные части пятичленные. У многих Compositae и Umbelliferae (и у некоторых других растений) венчики краевых цветков гораздо более развиты, чем у центральных, и это, по-видимому, часто стоит в связи с атрофией органов размножения. Еще более любопытен тот факт, которого мы касались раньше, что краевые семянки или семена иногда сильно отличаются от внутренних по форме, цвету и другим признакам. У Carthamus и некоторых других сложноцветных одни центральные семянки имеют хохолки, а у Hyoseris одна и та же головка приносит семянки трех различных форм. У некоторых Umbelliferae наружные семена, по Таушу (Tausch), ортоспермные, а центральные — целоспермные, а между тем Декандоль рассматривал этот признак у других видов как имеющий величайшую важность в систематике. Проф. Браун (Braun) упоминает об одном роде Fumariaceae, в котором цветки в нижней части кисти приносят овальные ребристые односемянные орешки, а в верхней части — копьевидные двустворчатые и двусемянные стручочки. Во всех этих случаях, если не считать хорошо развитых краевых цветков, которые приносят пользу тем, что привлекают внимание насекомых, естественный отбор не мог, насколько я понимаю, играть никакой роли или играл только второстепенную роль. Все эти модификации являются результатом относительного положения и взаимодействия частей, и едва ли можно сомневаться в том, что если бы все цветки и листья на данном растении находились под действием одних и тех же внешних и внутренних условий, как это бывает с цветками и листьями, занимающими известные положения, то все они модифицировались бы одинаковым образом.

В других многочисленных случаях мы замечаем, что модификации в строении, которым ботаники приписывают обычно весьма важное значение, касаются только некоторых цветков на данном растении или встречаются на разных растениях, растущих рядом в одних и тех же условиях. Так как эти вариации, по-видимому, не приносят никакой особой пользы растениям, то естественный отбор не мог оказывать на них влияния. Причина их нам совершенно неизвестна; мы не можем даже приписать

их, как в предыдущей группе примеров, влиянию какого-нибудь ближайшего фактора, вроде взаимного положения. Я приведу только несколько примеров. Встретить на одном и том же растении и четырехчленные, и пятичленные цветки — случай столь обычный, что мне нет нужды указывать примеры; но так как количественные вариации сравнительно редки, когда частей мало, то я могу упомянуть, что цветки Papaver bracteatum, как сообщает Декандоль, имеют либо два чашелистика и четыре лепестка (обычный тип мака), либо три чашелистика при шести лепестках. Способ, по которому складываются лепестки в цветочной почке, для большинства групп представляет весьма постоянный морфологический признак; но проф. Эйса Грей сообщает, что у некоторых видов Mimulus складывание лепестков в цветочной почке столь же часто бывает по типу Rhinanthideae, как и по типу Antirrhinideae, к каковой группе и принадлежит названный род. О. Сент-Илер (Aug. St. Hilaire) приводит следующие примеры: род Zanthoxylon принадлежит к той группе в семействе Rutaceae, которая отличается нераздельной завязью, но у некоторых видов на том же растении или даже в той же метелке можно найти цветки как с одиночной, так и с двураздельной завязью. У Helianthemum коробочка описывалась и как одногнездная, и как трехгнездная, а у H. mutabile «une lame, *plus ou moins large*, s'étend entre le pericarpe et le placenta» («перегородка более или менее широкая, расположена между перикарпом и плацентой»). В цветках Saponaria officinalis д-р Мастерз наблюдал примеры как краевого, так и центрального семяносца. Наконец, Сент-Илер нашел близ южного предела распространения Gomphia oleaeformis две формы, которые он счел сначала за несомненные два вида, но затем увидел, что они росли на одном корне, и он прибавляет: «Voilà donc dans un même individu des loges et un style qui se rattachent tantôt à un axe verticale et tantôt à un gynobase» («Следовательно, у одной и той же особи семяпочки и столбик расположены то на вертикальной оси, то на гинобазе»).

Таким образом, мы видим, что у растений многие морфологические изменения могут быть отнесены на счет законов роста и взаимодействия частей, независимо от естественного отбора. Но, касаясь учения Негели о прирожденной наклонности к усовершенствованию или к прогрессивному развитию, можно ли сказать в случае этих резко выраженных вариаций, что растения захвачены в момент поступательного движения к высшей стадии развития? Напротив, уже из того факта, что рассматриваемые нами части сильно различаются или варьируют на одном и том же растении, я должен заключить, что подобные модификации имеют весьма небольшое значение для самих растений, как бы они ни были важны для наших классификаций. Едва ли можно сказать, что приобретение какой-нибудь бесполезной части поднимает организм по органической лестнице; если и можно призвать на помощь какой-нибудь новый принцип для объяснения вышеописанного примера недоразвитых закрытых цветков, то это будет скорее принцип регрессивного, а не прогрессивного развития; то же должно сказать о многих паразитических и деградированных животных. Мы не знаем причин, вызывающих вышеописанные специфические модификации, но можем прийти к следующему выводу: если бы не-

известная причина действовала почти однородным образом в течение долгого времени, то и результат был бы почти одинаков, а в этом случае все особи данного вида модифицировались бы совершенно одинаково.

Ввиду того что вышеуказанные признаки несущественны для благополучия вида, встречающиеся любые слабые вариации не будут кумулироваться и увеличиваться посредством естественного отбора. Когда орган, развившийся путем продолжительного отбора, перестает приносить пользу виду, он обычно становится изменчивым (как мы видим это на примере рудиментарных органов), ибо он не регулируется той же силой отбора. Но когда под влиянием природы организма и окружающих условий возникали модификации, несущественные для благополучия вида, они могли почти в том же состоянии передаваться многочисленным потомкам, модифицированным в других отношениях; и, по-видимому, это случалось нередко. Для большинства млекопитающих, птиц или пресмыкающихся не имело большого значения, покрыты ли они волосами, перьями или чешуей, и, однако, волосы были переданы по наследству почти всем млекопитающим, перья — всем птицам и чешуя — всем настоящим пресмыкающимся. Какова бы ни была черта строения, общая многим родственным формам, мы придаем ей высокое систематическое значение и вследствие этого часто предполагаем, что она крайне важна для жизни вида. Поэтому я склонен думать, что морфологические различия, которые мы расцениваем как важные, каковы например листорасположение, расчлененность цветка или завязи, положение семяпочек и пр., во многих случаях сначала появились как неустойчивые вариации, которые раньше или позже сделались постоянными вследствие природы организма и окружающих условий, равно как и вследствие свободного скрещивания различающихся особей, но не путем естественного отбора; и, действительно, так как эти морфологические признаки не влияют на благополучие вида, то всякие легкие уклонения в них не могли управляться или кумулироваться посредством этого последнего фактора. Таким образом, мы приходим к странному выводу, а именно: признаки небольшого жизненного значения для вида наиболее важны для систематика; но, как мы увидим далее, когда будем рассматривать генетический принцип классификации, это не так парадоксально, как может показаться с первого взгляда.

Хотя у нас нет никаких надежных доказательств существования у органических существ врожденной наклонности к прогрессивному развитию, но такое развитие, как я пытался показать в IV главе, с необходимостью вытекает из продолжительного действия естественного отбора. В самом деле, лучшим определением высоты организации, какое только было дано, служит степень специализации или дифференцировки частей, а естественный отбор и ведет к этой именно цели в силу того, что при этом отдельные части получают возможность с большим успехом выполнять свои функции.

Известный зоолог Ст. Джордж Майварт сделал недавно сводку всех возражений, когда-либо выдвинутых мною и другими против теории

естественного отбора в той форме, в какой она была высказана м-ром Уоллесом и мною, и с замечательным искусством и силой подкрепил их примерами. Расположенные таким образом, они производят сильное впечатление, а так как в план м-ра Майварта совсем не входит приводить различные факты и соображения, противостоящие его заключениям, то читатель, который пожелал бы объективно взвесить доказательства, лишен возможности напрячь разум и память. Обсуждая отдельные случаи, м-р Майварт проходит мимо результатов возрастающего употребления и неупотребления органов, которые я всегда считал очень важными и обсудил этот вопрос в моем сочинении «Variation under Domestication», насколько мне известно, полнее, чем это было сделано кем-нибудь другим. Равным образом он часто заявляет, будто я не придаю значения вариации независимо от естественного отбора, тогда как в сейчас названном сочинении я собрал прочно установленные данные в большем количестве, чем их можно найти в любой другой известной мне работе. Мое мнение может не заслуживать доверия, но, внимательно прочтя книгу м-ра Майварта и сравнив каждый ее раздел с тем, что мною было высказано о том же самом. я никогда не чувствовал себя так глубоко убежденным в общей истинности заключений, к которым я пришел здесь, хотя в таком запутанном вопросе я, конечно, мог в отдельных случаях впасть даже в немаловажную ошибку.

Все возражения м-ра Майварта уже были или еще будут обсуждены и в этой книге. Единственный новый пункт, который, кажется, смутил многих читателей, заключается в том, «что естественный отбор не может объяснить начальных стадий полезных черт органов». Этот вопрос тесно связан с вопросом о градации признаков, сопровождающейся часто сменой функции, например превращение плавательного пузыря в легкие, что уже было обсуждено в предыдущей главе. Тем не менее я рассмотрю здесь более или менее подробно некоторые из приведенных м-ром Майвартом примеров, выбрав наиболее важные из них, так как недостаток места мешает мне разобрать все.

Жирафа благодаря своему высокому росту, очень длинной шее, передним ногам. голове и языку обладает общим телосложением, удивительно адаптированным к обрыванию листьев с верхних ветвей деревьев. Она может таким образом добывать себе корм за пределами досягаемости других Ungulata, т. е. копытных животных, населяющих ту же самую страну, и это может доставлять ей большое преимущество в периоды засух. На южноамериканском рогатом скоте ньята можно видеть, как небольшие различия в строении обусловливают в такие периоды большую разницу в сохранении жизни животного. Этот скот может, как и всякий другой, кормиться травою, но выступающая вперед нижняя челюсть мешает ему в периоды часто повторяющегося бездождия кормиться ветвями деревьев, камышом и пр., а на этот корм переходят обыкновенный рогатый скот и лошади; вследствие этого ньята гибнут в такие периоды, если владельцы не кормят их. Прежде чем перейти к возражениям м-ра Майварта, полезно объяснить еще раз, каким образом естественный отбор будет действовать в обычных случаях. Человек модифицировал некоторых своих животных,

не уделяя внимания тем или другим специальным чертам строения, путем простого сохранения и разведения самых быстрых особей, как например скаковой лошади и борзой собаки, или разведения победивших птиц бойцовой породы. Также и в естественных условиях при возникновении жирафы самые высокие особи, которые способны были дотянуться до ветвей на дюйм или на два выше других, часто сохранялись в периоды засух, бродя в поисках корма по всей стране. Из многих естественноисторических сочинений, где приведены тщательные измерения, можно убедиться, что особи одного вида часто слегка различаются по относительной длине всех их частей. Эта незначительная разница в соотношении размеров, обусловливаемая законами роста и изменения, совершенно не используется, не имеет никакого значения у большинства видов. Но иначе было при возникновении жирафы, принимая во внимание ее вероятный образ жизни, потому что те особи, у которых какая-либо часть или несколько разных частей тела были длиннее обычного, вообще должны были выживать. Они должны были скрещиваться и оставлять потомков, либо наследующих те же самые особенности строения, либо с наклонностью варьировать в том же направлении, тогда как особи, менее благоприятствуемые в этом отношении, были более подвержены гибели.

Из этого мы видим, что нет никакой надобности отбирать отдельные пары, как это делает человек при методическом улучшении породы: естественный отбор сохраняет и тем самым отделяет всех лучших особей, давая им полную возможность свободно скрещиваться, и уничтожает всех худших особей. При продолжительности этого процесса, совершенно соответствующего тому, что я назвал бессознательным отбором, производимым человеком в сочетании с несомненно наиболее важной формой наследования результатов усиленного употребления органов, мне кажется в высшей степени вероятным, что обыкновенное копытное четвероногое могло преобразоваться таким образом в жирафу.

Против этого м-р Майварт приводит два возражения. Одно заключается в том, что величина животного, возрастая, очевидно, требует увеличения количества потребляемой пищи, и он считает «крайне сомнительным, будут ли невыгодны проистекающие из этого неблагоприятные условия в периоды недостатка в пище перевешивать преимущества». Но так как в Южной Америке жирафа в действительности существует в большом количестве и так как здесь же изобилуют некоторые из самых крупных на свете, превосходящие быка антилопы, то почему мы должны сомневаться, поскольку это касается величины, что здесь прежде существовали переходные формы, подвергавшиеся, так же как и теперь, жестоким засухам. Существо, способное на каждой стадии возрастающего размера добыть корм, оставленный нетронутым другими копытными четвероногими страны, обладало бы некоторым преимуществом при образовании жирафы. Мы не должны забывать, что увеличение роста должно было служить защитой почти против всех хищных зверей, за исключением льва, а против последнего длинная шея, и чем длиннее, тем лучше, могла бы служить, по замечанию Чонси Райта (Chauncey Wright), в качестве сторожевой башни. По этой причине, как говорит сэр С. Бейкер (S. Baker),

к жирафе труднее подкрасться, нежели ко всякому другому животному. Жирафа употребляет также свою длинную шею в целях нападения и защиты, сильно двигая головой, которая вооружена как бы обрубленными рогами. Сохранение каждого вида редко определяется одним каким-либо преимуществом, обычно же сочетанием всех, больших и малых.

М-р Майварт спрашивает затем (в этом и заключается его второе возражение): если естественный отбор столь могуществен и если способность обрывать сидящие высоко листья дает столь большие преимущества, то почему другие копытные четвероногие, кроме жирафы и в меньшей степени верблюда, гуанако и макраухении, не приобрели длинной шеи и высокого роста? Или еще, почему какая-либо форма из этой группы не приобрела длинного хобота? По отношению к Южной Африке, которая прежде была населена многочисленными стадами жирафы, ответ нетруден и лучше всего может быть дан на подходящем примере. На любом пастбище в Англии нижние ветви деревьев, если они здесь растут, как бы подчищены или подрезаны до одного уровня обгрызанием их лошадьми и рогатым скотом; какое же преимущество представляло бы, например, для овцы, если бы ее здесь разводили с несколько более длинной шеей? В каждом участке одни животные, наверно, могут обрывать листву выше других, и почти в такой же степени вероятно, что только эти животные и могли бы иметь шею, удлиненную для этих целей посредством естественного отбора и результатов усиленного употребления. В Южной Африке конкуренция за обрывание листвы с высоких ветвей акации и других деревьев может происходить только между жирафами, а не у жирафы с другими копытными.

Нельзя с достаточной ясностью ответить, почему в других странах света разные животные, принадлежащие к тому же отряду, не приобрели ни длинной шеи, ни хобота, но также неосновательно ожидать определенного ответа на вопрос, почему какое-либо событие в истории человечества произошло в одной стране и не случилось в другой. Мы не знаем условий, определяющих численность и распространение каждого вида, и не можем даже предположить, какие изменения в строении могут быть благоприятны для повышения численности в новой стране. Однако вообще можно думать, что в развитии длинной шеи и хобота могли сталкиваться различные причины. Способность доставать листву на большей вышине (без лазания, для которого строение копытных животных совершенно непригодно) предполагает значительно увеличившийся размер тела, а мы знаем, что некоторые страны имеют удивительно мало крупных млекопитающих, например Южная Америка, несмотря на роскошь своей природы; напротив, Южная Африка изобилует ими в несравненной степени. Почему так, мы не знаем, как не знаем, почему поздний третичный период был гораздо более благоприятным для их существования, нежели нынешнее время. Каковы бы ни были причины, мы видим, что известные области и известные периоды времени гораздо благоприятнее, чем другие, для развития таких крупных четвероногих, как жирафа.

Для того чтобы животное могло приобрести органы специально или особенно развитые, почти неизбежно, чтобы некоторые другие части также

должны быть модифицированы и коадаптированы. Хотя каждая часть тела варьирует слабо, из этого не следует, что необходимые части всегда будут варьировать в нужном направлении и до надлежащей степени. Мы знаем, что у разных видов наших одомашненных животных части тела варьируют в разном направлении и в разной степени и что одни виды гораздо более изменчивы, чем другие. Даже в случае возникновения полезных вариаций не следует, что естественный отбор всегда в состоянии воздействовать на них и образовать такие черты строения, которые, видимо, были бы полезны для вида. Так, например, если количество особей, живущих в какой-либо стране, в значительной мере обусловливается их истреблением хищными животными, наружными или внутренними паразитами и пр., что, по-видимому, действительно часто бывает, то естественный отбор будет не в состоянии модифицировать какую-либо особенность строения для добывания корма или его действие будет сильно задержано. Наконец, естественный отбор — очень медленный процесс и одни и те же благоприятные условия должны продолжаться очень долго, чтобы был достигнут какой-нибудь заметный результат. За исключением таких общих и неясных соображений мы не можем дать объяснение, почему во многих странах света копытные четвероногие не приобрели очень длинной шеи или других средств для обрывания листвы с высоких ветвей деревьев.

Возражения, подобные предыдущим, были сделаны многими авторами. В каждом случае, помимо сейчас указанных общих причин, по всей вероятности и разные другие совместно участвовали в приобретении путем естественного отбора черт строения, которые, можно думать, были полезны для известных видов. Один автор спрашивает, почему страус не приобрел способности летать? Но минутное соображение покажет, какое огромное количество пищи было бы необходимо, чтобы дать этой птице пустыни силу для передвижения в воздухе ее тяжелого тела. Океанические острова населены летучими мышами и тюленями, но не наземными млекопитающими, а так как некоторые из этих летучих мышей представляют собою особые виды, то, вероятно, они в продолжение долгого времени занимали их современные места обитания. Поэтому сэр Ч. Лайелль спрашивает и сам приводит соображения в ответ, почему тюлени и летучие мыши не произвели на этих островах форм, приспособленных для жизни на суше? Но тюлени неизбежно должны были бы превратиться в хищных наземных животных значительной величины, а летучие мыши — в наземных насекомоядных животных; для первых не оказалось бы добычи, а летучим мышам в пищу пошли бы наземные насекомые, но эти последние уже истреблялись бы в большей мере рептилиями или птицами, которые первыми поселяются и изобилуют на большинстве океанических островов. Градации в строении, на каждой стадии полезные для изменяющегося вида, будут благоприятными только при некоторых особых условиях. Строго наземное животное, изредка добывая пищу в мелкой воде, затем в реках и озерах, могло бы, наконец, настолько преобразоваться в водное животное, чтобы жить в открытом океане. Но тюлени не могли бы найти на океанических островах условий, благоприятных

для их постепенного обратного превращения в наземную форму. Летучие же мыши, как ранее указано, вероятно, приобрели крылья, сначала скользя по воздуху с дерева на дерево, подобно так называемым летучим белкам, чтобы избежать врагов или чтобы избегнуть падения; но когда способность подлинного полёта была однажды приобретена, она уже никогда не превратилась бы, по крайней мере для вышеуказанных целей, в менее действенную способность скольжения по воздуху. Конечно, крылья летучих мышей, подобно крыльям многих птиц, могли бы значительно уменьшиться или совсем утратиться от неупотребления; но в таком случае было бы необходимым, чтобы эти животные прежде всего приобрели способность к быстрому передвижению по земле исключительно при помощи задних ног с тем, чтобы конкурировать с птицами и другими наземными животными; но для такого изменения летучая мышь, по-видимому, на редкость малопригодна. Эти предположения сделаны исключительно с тем, чтобы показать, что переход строения, каждый шаг которого полезен, — дело чрезвычайно сложное; и нет ничего удивительного в том, что в каком-либо частном случае такой переход не осуществлен.

Наконец, не один автор ставил вопрос, почему у некоторых животных умственные способности развиты более, чем у других, тогда как такое развитие должно бы быть полезно для всех? Почему обезьяны не приобрели интеллектуальных способностей человека? Это можно приписать разным причинам, но так как все они предположительны и их относительная вероятность не может быть оценена, то бесполезно останавливаться на этом. Строго определенного ответа на последний вопрос нельзя ожидать, так как никто не может разрешить даже более простой вопрос: почему из двух рас дикарей одна достигла более высокой степени цивилизации, нежели другая, а это, очевидно, предполагает увеличение способностей мозга.

Возвратимся теперь к другим возражениям м-ра Майварта. В целях защиты насекомые часто сходны с различными предметами, как например с зелеными или опавшими листьями, сухими сучками, кусочками лишайников, цветками, иглами, экскрементами птиц и живыми насекомыми; к последнему я еще возвращусь позднее. Это сходство часто бывает поразительно близким и, не ограничиваясь окраской, распространяется на форму и даже на манеру держать себя. Гусеницы, свешивающиеся неподвижно, подобно сухой веточке, с кустарника, на котором кормятся, служат превосходным примером подобного сходства. Случаи подражания таким предметам, как экскременты птиц, редки и исключительны. По этому поводу м-р Майварт замечает следующее: «Так как, согласно теории м-ра Дарвина, существует постоянная тенденция к неопределенной вариации и так как мельчайшие зарождающиеся вариации происходят *во всех* направлениях, то они должны нейтрализовать друг друга и с самого начала образовывать такие нестойкие модификации, что трудно и даже невозможно понять, как такие неопределенные колебания бесконечно малых зачатков могут когда бы то ни было привести к заметному сходству

с листом, тростником или каким-нибудь другим предметом, настолько, чтобы Естественный Отбор использовал и увековечил их».

Но во всех предыдущих случаях насекомые уже в своем исходном состоянии, без сомнения, обладали некоторым грубым и случайным сходством с каким-либо предметом, обычно встречающимся в их местообитании. Это совсем нельзя считать невероятным, принимая во внимание почти бесконечное количество окружающих предметов и разницу в форме и окраске множества существующих насекомых. Так как грубое сходство необходимо уже с самого начала, нам становится понятным, почему крупные и высокоорганизованные животные (насколько я знаю, за исключением одной рыбы) сходны в целях защиты не с отдельными предметами, а лишь с фоном обычно окружающей их местности, и только по окраске. Допустим, какое-то насекомое первоначально оказалось случайно похожим на сухой сучок или опавший лист и что это насекомое слабо варьирует в разных направлениях; тогда все те вариации, которые делают его более похожим на такой предмет и тем самым благоприятствуют его защите, будут сохраняться, а другие вариации будут находиться в пренебрежении и в конце концов утратятся; если же вариации делают насекомое вообще менее похожим на предмет, которому оно подражает, то они будут элиминированы. Возражение м-ра Майварта имело бы, однако, силу, если бы нам удалось объяснить вышеприведенное сходство, независимо от естественного отбора, посредством простой колеблющейся изменчивости; но действительное положение вещей таково, что это возражение не имеет значения.

Я не могу также придавать значения трудности, которую м-р Майварт усматривает в «последних степенях совершенства мимикрии», как например в приводимом м-ром Уоллесом случае с палочковидным насекомым (Ceroxylus laceratus), похожим на «покрытую ползучим мхом, или Jungermannia, палочку». Сходство это так велико, что туземец даяк утверждал, что листоподобные выросты представляют собою действительно мох. Насекомые служат добычей для птиц и других врагов, чье зрение, вероятно, острее нашего, и любая степень сходства, помогающая насекомому не быть замеченным или открытым, способствует его сохранению; а чем сходство полнее, тем лучше для насекомого. Изучая своеобразие различий между видами в той группе, к которой принадлежит вышеупомянутый Ceroxylus, мы не находим ничего невероятного в том, что у этого насекомого подвергались модификации неправильной формы наружные выросты, которые приобретали более или менее зеленую окраску; вообще во всякой группе признаки, различные у разных видов, наиболее склонны варьировать, тогда как родовые признаки, т. е. общие всем видам, наиболее постоянны.

Гренландский кит — одно из самых замечательных животных на свете, и так называемый китовый ус представляет одну из его наиболее выдающихся особенностей. Китовый ус состоит из ряда пластинок, которые, находясь приблизительно в числе 300 на каждой стороне верхней челюсти, расположены очень тесно друг к другу поперек продольной оси ротовой полости. С внутренней стороны главного ряда находится несколько доба-

вочных. Концы и внутренние края всех пластинок расщеплены в крепкие щетины, которые покрывают все огромное нёбо и служат для просачивания или процеживания воды и для задержания мелкой добычи, которой питается это огромное животное. Средняя и самая длинная пластинка гренландского кита достигает 10, 12 и даже 15 футов в длину, но у различных видов Cetacea наблюдаются градации в длине пластинок; по Скорсби (Scoresby), у одного вида средняя пластинка достигает четырех футов, у другого — трех, у третьего — 18 дюймов, у Balaenoptera rostrata — только около девяти дюймов в длину. Качество китового уса также отличается у разных видов.

Относительно китового уса м-р Майварт замечает, что, «однажды достигнув такой величины и такого развития, при котором он вообще стал полезен, он мог сохраняться и увеличиваться в нужных размерах уже путем одного только естественного отбора. Но как могло быть получено самое начало такого полезного развития?». В ответ на это можно спросить, почему бы отдаленные предки китов, обладающих китовым усом, не могли иметь рта, построенного более или менее сходно с клювом утки, снабженным пластинками? Утки, подобно китам, кормятся, процеживая грязь и воду, и это семейство иногда называли Criblatores, т. е. цедильщики. Я надеюсь, что не буду ложно понят в том смысле, будто я говорю, что предки китов имели в действительности рот с пластинками, подобно клюву утки. Я хочу только сказать, что это нельзя считать невероятным и что огромные пластины китового уса гренландского кита могли развиться из таких пластинок путем градуальных мелких шагов, из которых каждый был полезен для их обладателя.

Клюв широконосной утки (Spatula clypeata) по своему строению замечательнее и сложнее, чем рот кита. Верхняя челюсть снабжена с каждой стороны (у исследованного мною экземпляра) рядом или гребнем из 188 тонких эластичных пластинок, срезанных наискось, так что они заострены и расположены поперек продольной оси рта. Они отходят от нёба и гибкой перепонкой прикреплены к бокам челюсти. Находящиеся посредине самые длинные достигают около одной трети дюйма в длину, выдаваясь на 0.14 дюйма из-под края. При их основании находится короткий дополнительный ряд из косо поперечных пластинок. В этом отношении они сходны с пластинками китового уса во рту кита, но к концу клюва они очень сильно отличаются от него, так как направлены внутрь, а не прямо свешиваются вниз. Вся голова широконоски, хотя неизмеримо менее объемистая, составляет около одной восемнадцатой длины головы средней величины Balaenoptera rostrata, у которого китовый ус имеет только девять дюймов длины; следовательно, если бы мы представили себе голову широконоски одной длины с головой Balaenoptera, то ее пластинки имели бы шесть дюймов в длину, т. е. составляли бы две трети длины китового уса у данного вида кита. Нижняя челюсть широконоски снабжена пластинками той же длины, что и верхняя, но более тонкими, и в этом отношении резко отличается от нижней челюсти кита, которая лишена китового уса. С другой стороны, края этих нижних пластинок расщеплены на тонкие щетиновидные выросты, чем они замечательно

походят на пластинки китового уса. У рода Prion, принадлежащего к особому семейству буревестников, только верхняя челюсть снабжена пластинками, которые хорошо развиты и спускаются ниже края, отчего клюв этой птицы походит в указанном отношении на рот кита.

От высокоразвитого клюва широконоски мы можем без большого перерыва перейти [как показывают сообщение и образцы, присланные мне м-ром Салвином (Salvin)], насколько это касается приспособления для процеживания, через клюв Merganetta armata и в некоторых отношениях через клюв Aix sponsa к клюву обыкновенной утки. У последнего вида пластинки гораздо грубее, чем у широконоски, и крепко приросли к бокам челюсти; с каждой стороны их всего около 50, и они не спускаются ниже ее края. Квадратные верхушки этих пластинок переходят на краю в прозрачную твердую ткань, годную для размельчения пищи. Края нижней челюсти покрыты многочисленными тонкими поперечными ребрами, которые выдаются очень мало. Хотя клюв при таком устройстве стоит в качестве сита гораздо ниже, чем клюв широконоски, однако эта птица, как всем известно, постоянно пользуется им с этой целью. У других видов, как мне сообщил м-р Салвин, пластинки развиты даже значительно меньше, нежели у обыкновенной утки, но я не знаю, пользуются ли они своим клювом для процеживания воды.

Обратимся к другой группе того же семейства. У египетского гуся (Chenalopex) клюв весьма похож на клюв обыкновенной утки, но его пластинки не так многочисленны, не так резко отделены друг от друга и не так вдаются внутрь; однако этот гусь, как мне сообщил м-р Бартлетт (Bartlett), «пользуется своим клювом как утка, пропуская воду через углы рта». Однако главной пищей ему служит трава, которую он щиплет, подобно обыкновенному гусю. У последней птицы пластинки верхней челюсти гораздо короче, чем у обыкновенной утки, почти сливаются, их около 27 с каждой стороны, и они оканчиваются зубоподобными бугорками. Нёбо также покрыто округлыми бугорками. Края нижней челюсти покрыты зазубринами, выступающими сильнее, более грубыми и более острыми, нежели у утки. Обыкновенный гусь не процеживает воды, но пользуется своим клювом исключительно для того, чтобы щипать или срезывать траву, к чему этот клюв приспособлен так хорошо, что гусь может ощипывать им траву тщательнее почти любого другого животного. У других видов гусей, как мне сообщил м-р Бартлетт, пластинки менее развиты, нежели у обыкновенного гуся.

Таким образом, мы видим, что одни члены семейства утиных с клювом, устроенным подобно клюву обыкновенного гуся, адаптированным исключительно для ощипывания травы, или даже имеющие клювы с менее развитыми пластинками, могут путем небольших изменений преобразоваться в такой вид, как египетский гусь, последний — в вид, подобный обыкновенной утке, а этот, наконец, в вид с клювом широконоски, годным почти исключительно для процеживания воды; последнее подтверждается тем, что эта птица едва ли может употреблять свой клюв, кроме его загнутого кончика, для схватывания и размельчения твердой пищи. К этому я могу прибавить, что путем небольших изменений клюв гуся

может превратиться в клюв с выдающимися, загнутыми назад зубцами, подобный клюву Merganser (представитель того же самого семейства), служащему для совершенно особой цели — схватывать живую рыбу.

Вернемся к китам. Hyperoodon bidens лишен настоящих, пригодных для работы зубов, но его нёбо затвердело и снабжено, по Ласепеду (Lacepedé), небольшими неравными жесткими роговыми выступами. Поэтому нет ничего невероятного в предположении, что какая-нибудь из ранних форм Cetacea имела нёбо, покрытое подобными же ороговевшими выступами, несколько более правильно расположенными, которые, подобно буграм на клюве гуся, помогали схватывать и размельчать пищу. Но если так, то едва ли можно отрицать, что указанные выступы посредством вариаций и естественного отбора могли превратиться в пластинки, столь же развитые, как у египетского гуся, которые могли быть одновременно пригодны как для схватывания предметов, так и для процеживания воды; затем — в пластинки, похожие на пластинки домашней утки, и так далее, пока они стали столь же совершенными, как у широконоски, в форме аппарата, годного исключительно для процеживания. Начиная с этой стадии, на которой пластинки имеют две трети длины пластинок китового уса Balaenoptera rostrata, постепенные градации, наблюдаемые у ныне существующих Cetacea, приводят нас к огромным пластинам китового уса гренландского кита. У нас нет ни малейшего основания сомневаться в том, что каждый шаг в этом последовательном ряде мог быть полезным некоторым древним Cetacea при постепенной смене функций, медленно перестраивающихся в процессе их поступательного развития; эти шаги развития полезны настолько же, насколько полезны градации клювов у разных существующих ныне членов семейства утиных. Мы должны помнить, что каждый вид утиных подвержен жестокой борьбе за существование и что строение каждой части тела птицы должно быть хорошо адаптировано к условиям ее жизни.

Pleuronectidae, или камбалы, замечательны асимметричностью своего тела. Они лежат на одной стороне: большинство видов на левой, некоторые на правой; иногда встречаются взрослые особи с обратным против нормы положением тела. Нижняя сторона, на которой рыба лежит, на первый взгляд походит на брюшную сторону обыкновенной рыбы: она белого цвета, во многих отношениях развита менее верхней, с боковыми плавниками нередко уменьшенного размера. Но самую значительную особенность составляют глаза, так как оба находятся на верхней стороне головы Однако в раннем возрасте они расположены друг против друга, и тогда все тело симметрично, с одинаково окрашенными обеими сторонами. Вскоре глаз, соответствующий нижней стороне, начинает медленно перемещаться вокруг головы на ее верхнюю сторону, но не проходит прямо через череп, как думали раньше. Очевидно, пока нижний глаз совершает этот свой круговой переход, рыба, лежа в своем обычном положении на одном боку, не может им пользоваться. Находясь на нижней стороне, этот глаз, кроме того, подвергался бы трению о песчаную почву. Pleuronectidae по своей плоской форме и асимметричному строению превосходно

адаптированы к их образу жизни; это доказывается тем, что многие виды, например морской язык, речная камбала и др., очень обычны. Наиболее важные преимущества, проистекающие из этого, по-видимому, состоят в защите от врагов и в благоприятных условиях питания на дне. Однако, по замечанию Шиёдте (Schiödte), разные члены этого семейства образуют «длинный ряд форм, представляющих градуальный переход от Hippoglossus pinguis, который не меняет сколько-нибудь заметно свой вид, в каком он оставляет яйцо, до морского языка, совершенно перевернутого на одну сторону».

М-р Майварт останавливается на этом случае и замечает, что внезапное самопроизвольное превращение в расположении глаз едва ли понятно, в чем я совершенно согласен с ним. К этому он прибавляет: «Если такое перемещение было градуальным, то далеко неясно, в чем проявлялась польза для особи от такого перемещения глаза на очень малое расстояние с одной стороны головы на другую. Даже представляется, что такое неуловимое перемещение скорее должно быть вредным». Но ответ на свои возражения он мог бы найти в прекрасных наблюдениях Малма (Malm), опубликованных в 1867 г. Pleuronectidae в очень раннем возрасте еще симметричные, с глазами, расположенными на противоположных сторонах головы, не могут оставаться долго в вертикальном положении вследствие исключительной высоты их тела, очень малого размера их боковых плавников и отсутствия плавательного пузыря. Поэтому, быстро утомляясь, они опускаются на дно на один бок. Находясь в таком положении, они часто, как наблюдал Малм. поворачивают нижний глаз кверху, чтобы смотреть над собой, и делают это так энергично, что крепко прижимают глаз к верхнему краю глазницы. Легко можно видеть, что при этом передняя часть головы, находящаяся между двумя глазами, временно сокращается в ширину. В одном случае Малм видел, как молодая рыбка подымала и прижимала нижний глаз, причем угловое смещение достигало 70°.

Мы должны помнить, что череп на своей ранней стадии является хрящевым и гибким, отчего легко поддается воздействию мышц. Известно также, что у высших животных, даже после периода их ранней молодости, череп претерпевает изменения в своей форме, если кожа или мышцы постоянно сокращены под влиянием болезни или какой-либо другой случайности. У длинноухих кроликов, если одно ухо свешивается вперед и вниз, его тяжесть оттягивает вперед все кости черепа той же стороны, что я показал на рисунке. Малм утверждает, что только что вылупившиеся мальки окуней, лососей и разных других симметричных рыб имеют привычку время от времени отдыхать, лежа на дне на одном боку, и он наблюдал, что они часто поворачивают при этом свой нижний глаз кверху, вместе с тем череп становится несколько искривленным. Однако эти рыбы скоро становятся способными держаться постоянно в вертикальном положении и их временная привычка не вызывает никаких последствий. Pleuronectidae же, с другой стороны, с возрастом все более лежат на боку вследствие возрастающего сплющивания их тела, и этим определяется постоянное действие на форму головы и положение глаза. Судя по аналогии, наклонность к искривлению, без сомнения, усиливается по закону

наследственности. Шиёдте думает, в противоположность некоторым другим натуралистам, что Pleuronectidae не бывают совершенно симметричны даже в зародышевом состоянии, и, если это верно, мы можем понять, почему в раннем возрасте рыбки одних видов обычно опускаются и лежат на левой стороне, а других — на правой. Малм в подтверждение вышеприведенного мнения добавляет, что взрослая Trachypterus arcticus, не принадлежащая к семейству Pleuronectidae, лежит на дне на левом боку, а плавает в косом положении; у этой рыбы обе стороны головы, как говорят, несколько несимметричны. Наш выдающийся авторитет по рыбам, д-р Гюнтер, заключает свое резюме статьи Малма замечанием, что «автор дает очень простое объяснение ненормального состояния».

Из этого можно видеть, что первые стадии перемещения глаза с одной стороны головы на другую, которое м-р Майварт считает вредным, могут быть приписаны привычке, несомненно полезной для особи и для вида: пытаться смотреть вверх обоими глазами, лежа на дне на одном боку. Мы можем и другое приписать унаследованным последствиям употребления: рот у разных плоскотелых рыб обращен к нижней стороне и челюсти крепче и сильнее на этой лишенной глаз стороне головы, чем на другой, с целью более легкого, как предполагает д-р Траукер (Traquair), добывания пищи на дне. С другой стороны, неупотребление объясняет недоразвитие всей нижней половины тела, с боковыми плавниками включительно, хотя Яррель (Yarrell) думает, «что уменьшение этих боковых плавников полезно для рыбы, так как для их действия на нижней стороне гораздо менее места, чем на верхней». Быть может, уменьшение числа зубов до 4—7 в верхних половинах челюстей камбалы сравнительно с 25—30 в нижних также может быть объяснено неупотреблением. Из того факта, что брюшная сторона большинства рыб и многих других животных лишена окраски, с полным основанием можно предположить, что отсутствие окраски на одной стороне у камбал, будет ли нижней правая или левая сторона, вызывается отсутствием света. Но нельзя думать, что своеобразная пятнистая окраска верхней стороны морского языка, столь напоминающая песчаное дно моря, а также недавно доказанная Пуше (Pouchet) способность некоторых видов менять свою окраску в зависимости от окружающего фона или присутствие костяных бугорков на верхней стороне камбалы обязаны влиянию света. Здесь, вероятно, действовал естественный отбор, так же как и в приспособлении общей формы тела этих рыб и многих других особенностей к их образу жизни. Мы должны помнить, на чем я настаивал ранее, что унаследованные результаты усиленного употребления органа, а может быть, и их неупотребления, усиливаются под влиянием естественного отбора. Этим путем сохраняются все спонтанные вариации, идущие в надлежащем направлении, а также те особи, которые в наибольшей степени унаследовали результаты усиленного и полезного употребления какого-нибудь органа. Но невозможно в каждом отдельном случае решить, что следует приписать результатам употребления и что — влиянию естественного отбора.

Я могу привести и другой пример такого органа, который, по-видимому, обязан своим происхождением исключительно употреблению или

привычке. Конец хвоста некоторых американских обезьян превращен в удивительно совершенный орган хватания и служит в качестве пятой руки. Наблюдатель, до мелочей сходящийся во взглядах с м-ром Майвартом, говорит об этом органе следующее: «Невозможно думать, что в течение ряда веков первая едва уловимая наклонность к хватанию могла служить к сохранению жизни особей, обладающих ею, или благоприятствовала их возможности иметь и вырастить потомков». Но в этом предположении нет никакой надобности. По всей вероятности, в этом случае достаточно привычки, которая уже сама по себе заставляет предполагать, что с ней связана большая или меньшая польза. Брем (Brehm) видел, что детеныши африканских мартышек (Cercopithecus) цеплялись руками за нижнюю часть тела матери, охватив в то же самое время ее хвост своими маленькими хвостиками. Проф. Хензло (Henslow) держал в неволе несколько полевых мышей (Mus messorius), у которых нет настоящего цепкого хвоста; но он часто видел, что они обвивали своими хвостами веточки поставленного в их клетке куста и таким образом помогали себе лазить. Аналогичное наблюдение было сообщено мне д-ром Гюнтером, который видел, как мышь подвешивалась таким образом. Если бы полевая мышь была более древесной по своему образу жизни, то, быть может, ее хвост сделался бы цепким по строению, что мы наблюдаем у некоторых членов того же самого отряда. Трудно сказать, почему Cercopithecus, при его привычках в раннем возрасте, этого не приобрел. Однако, возможно, что длинный хвост этой мартышки больше служит ей в качестве органа равновесия при ее удивительных прыжках, нежели в качестве органа хватания.

Млечные железы свойственны всему классу млекопитающих и необходимы для их существования, поэтому они должны были развиться в очень отдаленный период, и мы не знаем ничего положительного о способе их развития. М-р Майварт задает вопрос: «Можно ли допустить, что детеныш какого-нибудь животного когда-нибудь спасся от гибели тем, что случайно высосал каплю едва питательной жидкости из случайно гипертрофированных кожных желез своей матери? И если так случилось однажды, то каковы шансы, что подобное изменение повторится?». Но этот пример изложен здесь неправильно. Большинство эволюционистов допускает, что млекопитающие произошли от сумчатых; а если так, то млечные железы сначала развились в мешке сумчатого. У одной рыбы (Hippocampus) вылупление из яиц и выращивание молоди в течение некоторого времени происходит в подобном же мешке, и американский натуралист м-р Локвуд (Lockwood) на основе собственных наблюдений над развитием мальков думает, что они питаются выделением кожных желез мешка. Что же касается отдаленных предков млекопитающих (еще до того, как они заслужили это название), то разве невозможно по крайней мере, чтобы их детеныши выкармливались подобным же образом. И в этом случае некоторые особи могли выделить жидкость до некоторой степени более питательную, так что она обладала свойствами молока; они могли в течение долгого промежутка времени воспитать большее число хорошо выкормлен-

ных потомков, нежели особи, выделявшие менее питательную жидкость; таким путем кожные железы, гомологичные млечным, могли усовершенствоваться, т. е. сделаться более производительными. Железы, находящиеся на некотором участке мешка, могли развиться более других, и это находится в полном согласии с широко распространенным принципом специализации; они могли затем образовать и грудь, сначала без соска, как у Ornithorhyncus, стоящего у основания ряда млекопитающих. Я не берусь решать, по какой причине железы на одном месте стали более специализированными, чем на других местах: при посредстве ли компенсации роста, результатов употребления или естественного отбора.

Развитие млечных желез не имело бы значения и не подпало бы под воздействие естественного отбора, если бы новорожденные не могли в то же самое время пользоваться их выделением. Как новорожденное млекопитающее научилось инстинктивно сосать грудь, понять не труднее, чем объяснить, как невылупившиеся цыплята научились разбивать яичную скорлупу, стуча по ней своим специально для этого адаптированным клювом, или как они научились клевать корм спустя несколько часов после того, как покинули скорлупу. В подобных случаях самое вероятное решение вопроса состоит, по-видимому, в том, что та или другая привычка была приобретена сначала на практике в более позднем возрасте, а потом передана потомку в более раннем возрасте. Но новорожденный кенгуру, как говорят, не сосет, а только присасывается к соску матери, которая обладает способностью впрыскивать молоко в рот своего беспомощного, полусформированного детеныша. Относительно этого м-р Майварт замечает: «Если бы не существовало особого защитного приспособления, новорожденный детеныш наверное погиб бы от проникновения молока в дыхательное горло. Но такое приспособление существует. Гортань удлинена настолько, что она доходит до заднего конца носового прохода, что дает воздуху возможность свободно проникать в легкие, в то время как молоко беспрепятственно стекает по бокам этой удлиненной гортани и таким образом благополучно проходит в пищевод позади нее». Затем м-р Майварт спрашивает, каким образом естественный отбор уничтожил у взрослого кенгуру (и у большинства других млекопитающих, если допустить, что они произошли от сумчатых) «эту по крайней мере совершенно невинную и безвредную особенность строения?». В ответ на это можно высказать предположение, что голос, который, конечно, имеет большое значение для многих животных, едва ли мог достичь полной силы, пока гортань вдавалась в носовой проход; а проф. Флауэр (Flower) высказал мне то соображение, что такое строение служило бы большой помехой для животного, питающегося твердой пищей.

Теперь мы обратимся на короткое время к низшим подразделениям животного царства. Echinodermata (морские звезды, морские ежи и пр.) снабжены замечательными органами, называемыми педицелляриями, которые во вполне развитом виде представляют собою щипцы с тремя ветвями, т. е. три зазубренные ветви, прочно соединенные друг с другом и укрепленные на верхушке гибкого ствола, который приводится в движение мышцами. Эти щипцы могут крепко схватывать разные предметы,

и Александр Агассиц (Alexander Agassiz) видел, как Echinus, морской еж, быстро переправлял частицы экскрементов от щипцов к щипцам вниз в определенном направлении по своему телу, чтобы его поверхность не была загрязнена. Но, вне всякого сомнения, помимо удаления разных частиц грязи эти образования несут и другие функции; одной из них является, по-видимому, защита.

Относительно этих органов м-р Майварт, как и во многих других предыдущих случаях, спрашивает: «Какого рода польза могла быть от первого *рудиментарного зачатка* этих органов и каким образом эти ничтожные зачатки могли сохранить жизнь какому-нибудь одному морскому ежу?», и он добавляет: «Даже *внезапное* развитие хватательного движения не принесло бы пользы без вполне подвижного стебля, точно так же, как последний не имел бы значения без хватательных щипцов; однако никакие мелкие и притом неопределенные вариации не могли бы одновременно привести к образованию такого рода сложных координаций в строении; отрицать это — значит по меньшей мере защищать совершеннейший парадокс». Однако сколь парадоксально ни казалось бы это м-ру Майварту, щипцы с тремя ветвями, неподвижно прикрепленные к своему основанию, но способные к хватательному движению, несомненно существуют у некоторых морских звезд; и это вполне понятно, если они хотя бы частично служат орудием защиты. М-р Агассиц, любезности которого я обязан многими сведениями по данному вопросу, сообщил мне, что у некоторых морских звезд одна из трех ветвей щипцов редуцирована до уровня подставки для двух других, а существуют и такие роды, у которых третья ветвь вовсе утрачена. У Echinoneus, по описанию г-на Перриера (Perier), панцырь образует двух родов педицеллярии: одни, похожие на педицеллярии Echinus, другие — на педицеллярии Spatangus; такие случаи всегда интересны, так как они представляют средство для объяснения кажущихся внезапными переходов путем утраты одного из двух состояний органа.

Что касается промежуточных шагов, которыми шло развитие этих любопытных органов, то м-р Агассиц, на основании своих собственных исследований и исследований Мюллера, пришел к заключению, что как у морских звезд, так и у морских ежей педицеллярии несомненно должны рассматриваться как модифицированные иглы. В этом можно убедиться как из хода их развития у отдельной особи, так и из длинной совершенной серии градаций у разных видов и родов от простых бугорков к обычной игле и от нее к вполне развитой трехветвистой педицеллярии. Градация распространяется даже на способ, которым обычные иглы и педицеллярии с поддерживающими их известковыми пластинками причленяются к панцирю. У некоторых родов морских звезд мы находим «именно такие сочетания черт строения, которые показывают, что педицеллярии представляют собой просто модифицированные ветвичные иглы». Так, мы встречаем неподвижные иглы с тремя равноудаленными зазубренными подвижными ветвями, разделенными равными промежутками и сочлененными у своего основания, а выше, на той же самой игле, сидят три другие подвижные веточки. Если последние отходят от верхушки иглы, то они действительно образуют примитивную трехветвистую педицеллярию, которую можно

видеть на одной и той же игле одновременно с тремя нижними веточками. В этом случае идентичность ветвей педицеллярии и подвижных ветвей иглы не подлежит сомнению. Обычно полагают, что простые иглы служат для защиты; а если так, то нет основания сомневаться, что и те иглы, которые снабжены зазубренными и подвижными ветвями, служат для той же цели; но они сделаются еще более эффективными, как только, соединившись, начнут действовать как хватательный и защелкивающий аппарат. Таким образом, все градации от простой неподвижной иглы до неподвижной педицеллярии полезны животному.

У некоторых родов морских звезд эти органы, вместо того чтобы быть прикрепленными к неподвижному основанию, находятся на верхушке короткого, но глубоко мускулистого основания; в этом случае они, вероятно, выполняют, помимо защиты, еще какую-нибудь дополнительную функцию. У морских ежей можно проследить все шаги того, как неподвижно сидящая игла приобретает сочленение с панцирем и делается таким образом подвижной. Я жалею, что не могу привести здесь более полного обзора интересных наблюдений м-ра Агассица над развитием педицеллярий. Он говорит также, что всевозможные градации могут быть равным образом найдены между педицелляриями морских звезд и крючками офиур, другой группы иглокожих, а также между педицелляриями морских ежей и якорями голотурий, также принадлежащих к тому же большому классу.

Некоторые колониальные животные, или зоофиты, как их принято называть, а именно Polyzoa, снабжены любопытными органами, так называемыми авикуляриями. У разных видов они имеют весьма различное строение. В наиболее совершенной форме они удивительно походят в миниатюре на голову с клювом грифа, сидящую на шее и способную производить такое же движение, как нижняя челюсть клюва. У одного вида, который я наблюдал, сидящие на одной ветви авикулярии нередко в продолжение пяти секунд все одновременно двигались взад и вперед, открыв свои нижние челюсти приблизительно на угол в 90°, и это движение вызывало дрожание всей колонии. Если прикоснуться иглой к челюстям, они схватывают ее так крепко, что можно трясти всю ветку.

М-р Майварт приводит этот пример преимущественно как иллюстрацию той трудности, которая, как он полагает, возникает при желании объяснить, каким образом в двух далеко отстоящих друг от друга подразделениях животного царства могли развиться посредством естественного отбора эти, по его мнению, «существенно сходные» органы, а именно авикулярии Polyzoa и педицеллярии Echinodermata. Но поскольку это касается строения, я не вижу никакого сходства между трехветвистыми педицелляриями и авикуляриями. Последние несколько более похожи на chelae или клешни Crustaceans; и м-р Майварт с одинаковым правом мог бы привести это сходство как случай, особо трудный для объяснения, или даже сходство авикулярий с головой и клювом птицы. Авикулярии, по мнению м-ра Баска (Busk), д-ра Смитта (Smitt) и д-ра Нитше (Nitsche), натуралистов, тщательно изучавших эту группу животных, гомологичны

с зооидами и их ячейками, из которых построены зоофиты; подвижная губа, или крышка, ячейки соответствует подвижной нижней челюсти авикулярии. М-р Баск не знает градаций, которые в настоящее время существовали бы между зооидом и авикулярией. Нельзя поэтому судить, через какие полезные градации один орган мог превратиться в другой; но из этого никак не следует, что таких градаций не было.

Так как клешни Crustaceans походят до некоторой степени на авикулярии мшанок и оба органа служат в качестве щипцов, то полезно показать, что для первого органа все еще существует длинный ряд полезных градаций. На первой и простейшей стадии последний сегмент конечности пригибается либо к квадратной верхушке широкого предпоследнего сегмента, либо ко всей его боковой стороне, чем достигается возможность крепко схватывать предмет; но конечность при этом еще служит в качестве органа передвижения. На ближайшей стадии мы обнаруживаем, что один угол широкого предпоследнего сегмента слегка выдается и иногда снабжен неправильными зубцами; конечный же сегмент пригибается к этому выступу. При увеличении размеров этого выступа, причем как его форма, так и форма конечного сегмента слегка модифицируются и совершенствуются, щипцы делаются все более и более совершенными, пока, наконец, не превращаются в столь действенный инструмент, как клешни омара; все эти градации можно действительно проследить.

Кроме авикулярий, Polizoa имеют еще один любопытный орган, именуемый вибракулами; последние обычно состоят из длинных щетинок, способных к движению и легко раздражимых. У одного изученного мною вида вибракулы были слегка изогнуты и зазубрены по своему наружному краю; все вибракулы одной колонии часто приводятся в движение одновременно, и, действуя подобно длинным веслам, они быстро перемещали ветвь колонии в поле зрения моего микроскопа. Если ветвь помещалась на ее переднюю сторону, вибракулы переплетались и употребляли большие усилия, чтобы освободиться. Предполагают, что эти органы служат для защиты, и, по замечанию м-ра Баска, можно видеть, «как они медленно и осторожно скользят по поверхности колонии мшанок, удаляя то, что может беспокоить нежных обитателей ячеек, когда они распускают свои щупальца». Авикулярии, подобно вибракулам, вероятно, служат для защиты, но они могут также схватывать и умерщвлять мелких живых животных, которые после этого, как думают, переносятся течением воды к щупальцам зооида, их захватывающим. Некоторые виды снабжены авикуляриями и вибракулами, некоторые — только авикуляриями, немногие — одними вибракулами.

Нелегко представить себе два столь различных по внешности предмета, как щетинка или вибракула и похожая на птичью голову авикулярия; однако они почти наверное гомологичны и развились из одного и того же источника, именно зооида с его ячейкой. Отсюда мы можем понять, как сообщил мне м-р Баск, каким образом эти органы в некоторых случаях переходят друг в друга. Что касается авикулярий некоторых видов Lepralia, то их подвижная нижняя челюсть так развита и до того походит на щетинку, что только присутствие верхней или неподвижной части

клюва служит для определения органа в качестве авикулярии. Вибракулы могли развиться прямо из крышки ячейки, не проходя стадии авикулярии; но, более вероятно, что они прошли через эту стадию, так как в течение ранних стадий превращения едва ли другие части ячейки с заключенным в ней зооидом могли исчезнуть сразу. Во многих случаях вибракулы поддерживаются особым бороздчатым основанием, которое, по-видимому, представляет собой неподвижную часть клюва, хотя у некоторых видов этого основания совсем нет. Этот взгляд на развитие вибракул, если он верен, представляет интерес: если мы предположим, что все виды, имеющие авикулярии, вымерли, никто, даже при очень живом воображении, никогда бы не подумал, что вибракулы существовали первоначально как части органа, похожего на птичью голову, неправильную коробку или колпак. Очень интересно отметить, что два столь различных органа имеют общее происхождение; так как подвижная крышка ячейки служит для защиты зооида, то нетрудно представить себе, что все градации, посредством которых крышка превратилась сначала в нижнюю челюсть авикулярии, а потом в удлиненную щетинку, одинаково служили для защиты различными способами и в разных условиях.

В растительном царстве м-р Майварт останавливается только на двух случаях, а именно на строении цветков орхидей и на движениях вьющихся растений. Относительно первых, говорит он, «толкование их происхождения должно быть признано совершенно неудовлетворительным, крайне недостаточным для объяснения зарождения бесконечно малых начальных структур, которые становятся полезными только, когда достигают значительного развития». Так как этот вопрос обсуждается мною со всей полнотой в другом сочинении, то я сообщу здесь только несколько подробностей относительно одной из наиболее замечательных особенностей в цветках орхидей, именно устройства их поллинария. В наивысшем своем развитии поллинарий представляет комок пыльцевых зерен, соединенных с упругим стебельком или хвостиком, несущим на своем конце комочек очень липкого вещества. Этим путем поллинарии переносятся насекомыми с одного цветка на рыльце другого. У некоторых орхидей пыльцевая масса не снабжена хвостиком и зернышки пыльцы только связаны друг с другом тонкими нитями; так как эти последние не представляют исключительной особенности орхидей, то можно было бы здесь и не останавливаться на них; тем не менее я укажу, что у Cypripedium, занимающего самое низкое место в системе орхидей, мы можем наблюдать, каким образом, вероятно, эти нити первоначально развились. У других орхидей эти нити сходятся у одного конца пыльцевой массы, что и представляет первую, или зачаточную, стадию хвостика. На основании недоразвившихся зернышек пыльцы, иногда заключенных внутри центральных твердых частей, мы вправе заключить, что таково происхождение хвостика, даже когда он достигает значительной длины и высокого развития.

Что касается второй, главной особенности, именно присутствия маленьких комочков липкого вещества на конце хвостиков, то здесь можно

указать на длинную серию градаций развития, из которых каждая вполне полезна для растения. У большинства цветков, принадлежащих к другим семействам, рыльце выделяет немного липкого вещества. У некоторых орхидей подобное вязкое вещество выделяется, но в несравненно больших количествах только одним из трех рылец, которое, вероятно, вследствие этого обильного выделения становится стерильным. Когда насекомое посещает подобный цветок, оно стирает часть этого липкого вещества и в то же время захватывает некоторое количество зернышек пыльцы. Начиная с этого простого состояния, мало отличающегося от того, что встречается у многих обычных цветков, существуют бесконечные градации к таким видам, у которых пыльцевая масса оканчивается очень коротким свободным хвостиком, и к другим, у которых хвостик оказывается прочно связанным с липкой массой, причем стерильное рыльце сильно модифицировано. В этом последнем случае мы имеем поллинарий в его наиболее развитом и совершенном состоянии. Тот, кто тщательно изучит строение цветков орхидей, не станет отрицать существования указанной выше серии градаций, начиная с массы зерен пыльцы, только связанных друг с другом нитями, и с рыльцем, едва отличающимся от рыльца обычного цветка, и кончая в высшей степени сложно устроенным поллинарием, поразительно адаптированным к переносу его насекомыми; не станет он также отрицать и того, что все эти градации у различных видов замечательно адаптированы к общему строению цветков данного вида и их оплодотворению при помощи различных насекомых. В этом, как и почти во всяком другом случае исследование можно продолжить и несколько далее назад: могут спросить, каким же образом рыльце обычного цветка сделалось липким; но так как нам неизвестна полная история ни одной группы существ, то также бесполезно спрашивать, как и безнадежно пытаться отвечать на такие вопросы.

Обратимся теперь к вьющимся растениям. Они могут быть расположены в длинный ряд, начиная с тех, которые просто вьются вокруг подпорки, до тех, которые я назвал листолазами, и далее до тех, которые снабжены усиками. У этих последних двух классов стебли обычно, хотя не всегда, утрачивают способность виться, но сохраняют способность вращаться, которой обладают и усики. Градации от листолазов к обладающим усиками замечательно близки, и некоторые растения могли бы быть безразлично отнесены к любому из этих двух классов. Но при переходе от обычных вьющихся растений к листолазам прибавляется совершенно новое свойство, а именно чувствительность к прикосновению, вследствие чего черешки листьев и цветоножки или те же органы, модифицированные и превращенные в усики, при раздражении искривляются и охватывают соприкасающийся с ними предмет. Тот, кто прочтет мою работу об этих растениях, я полагаю, допустит, что все многочисленные градации в функциях и в строении между простыми вьющимися растениями и снабженными усиками в каждом частном случае в высокой степени полезны для обладающих ими видов. Так, например, очевидно то большое преимущество, которое получит вьющееся растение, превратившись в листолаза; и весьма вероятно, что каждое вьющееся растение, обладавшее листьями с длин-

ными черешками, превратилось бы в листолаза, если бы только эти черешки обладали хотя бы в слабой степени необходимой чувствительностью к прикосновению.

Так как способность виться представляет простейший способ всползать по подпорке и простейшую форму, лежащую в основе всего ряда, то, естественно, возникает вопрос: каким образом приобрели растения эту способность в начальном состоянии, только позднее развитую и усовершенствованную естественным отбором? Способность виться зависит, во-первых, от того, что стебли, пока они молоды, крайне гибки (признак, общий весьма большому числу и невьющихся растений), а, во-вторых, от того, что они непрерывно сгибаются во все стороны горизонта, последовательно в одну сторону за другой, в одном и том же порядке. Благодаря этому движению стебли наклоняются во все стороны и постоянно вращаются кругом. Когда нижняя часть стебля наталкивается на какой-нибудь предмет и останавливается, верхняя продолжает сгибаться и вращаться и таким образом обязательно обвивается вокруг этой подпорки и вверх по ней. Вращательное движение прекращается вместе с первоначальным ростом каждого побега. Так как этой способностью вращаться обладают отдельные виды и отдельные роды далеко друг от друга отстоящих семейств растений, то, очевидно, они сделались вьющимися растениями совершенно независимо друг от друга, а не в силу унаследования этой способности от одного общего предка. Вследствие этого я мог предсказать, что слабая наклонность к подобного рода движению должна оказаться далеко нередкою и среди нелазящих растений и что эта наклонность послужила основой естественному отбору для дальнейшего действия и усовершенствования. Когда я сделал это предсказание, мне был известен только один очень несовершенный случай, а именно молодые цветоножки Maurandia, которые вращаются слабо и неправильно, подобно стеблям вьющихся растений, но не используют это свое свойство. Вскоре затем Фриц Мюллер заметил, что молодые стебли у Alisma и Linum — растений нелазящих и отстоящих очень далеко друг от друга в естественной системе — явно вращаются, хотя и неправильно; он добавляет, что имеет основание подозревать существование этого явления и у некоторых других растений. Эти слабые движения, по-видимому, не имеют никакого значения для упомянутых растений, во всяком случае они не используются растением для лазания, что нас, собственно, здесь и занимает. Как бы то ни было, мы можем себе представить, что если бы стебли этих растений легко гнулись и если бы при условии их существования им было выгодно взбираться на высоту, то и эта способность к незначительному и неправильному вращению могла бы быть усилена и утилизирована естественным отбором в такой степени, что эти виды превратились бы в настоящие вьющиеся растения.

Относительно чувствительности листовых черешков, цветоножек и усиков можно сделать те же замечания, как и по отношению к вращательным движениям вьющихся растений. Так как большое число видов, принадлежащих к далеко друг от друга отстоящим группам, обладает этого рода чувствительностью, то мы должны ожидать, что встретимся

с нею в зачаточном состоянии и у многих растений, которые не сделались лазящими. Это и наблюдается в действительности; я заметил, что молодые цветоножки упомянутой выше Maurandia слегка сгибались в ту сторону, к которой к ним прикасались. Моррен (Morren) обнаружил, что у некоторых видов Oxalis листья и черешки, особенно после сильной инсоляции их, обнаруживали движения при сотрясении растения. Я повторил эти наблюдения на некоторых других видах Oxalis с тем же результатом; у некоторых движение было очень явственно, но всего лучше замечалось оно на молодых листьях; у других видов движения были крайне незначительны. Весьма важен тот факт, засвидетельствованный таким высоким авторитетом, как Гофмейстер (Hofmeister), что молодые побеги и листья всех растений обнаруживают движение после сотрясения; и мы знаем, что у лазящих растений черешки и усики чувствительны только на ранних стадиях их роста.

Едва ли возможно допустить, чтобы подобные едва заметные движения, вызываемые в молодых растущих органах растений прикосновением или сотрясением, могли иметь для них функциональное значение. Но растение обладает способностью под влиянием различных внешних раздражений производить движения, значение которых для них несомненно; таковы, например, движения к свету и реже от света, по направлению действия силы тяжести или реже против этого направления. Когда нервы и мускулы животного раздражаются гальваническим током или стрихнином, проистекающие от этого движения могут быть названы случайным результатом, потому что нервы и мускулы, конечно, не обладают специальной чувствительностью к этим раздражителям. По-видимому, так обстоит дело и с растениями: обладая способностью приходить в движение под влиянием известных раздражений, они случайно раздражаются и от прикосновения или от сотрясения. Отсюда можно без затруднения допустить, что и у растений, цепляющихся листьями и усиками, использовал и усилил эту общую способность естественный отбор. Но представляется вероятным на основании причин, изложенных мною в моем труде, что это имело место лишь у тех растений, которые уже приобрели способность к вращению и, таким образом, сделались вьющимися.

Я уже пытался объяснить, каким образом растения сделались вьющимися, а именно: благодаря усилению наклонности к слабым и неправильным вращательным движениям, первоначально не представлявшим для них никакой пользы; а эти движения, равно как и вызываемые прикосновением или сотрясением, являлись в свою очередь случайным результатом общей способности к движению, приобретенной ради совершенно иных и полезных целей. Не берусь решать, содействовал ли естественному отбору унаследованный результат употребления градуального развития лазящих растений, но нам известно, что некоторые периодические движения, как например так называемый сон растений, зависят от привычки.

Я разобрал достаточное, пожалуй, даже более чем достаточное число примеров, тщательно подобранных искусным натуралистом в качестве

доказательства того, что естественный отбор неспособен объяснить зачаточные стадии полезных особенностей строения; мне кажется, я сумел показать, что с этой стороны не встречается никаких серьезных трудностей. Попутно представился случай остановиться несколько подробнее на градациях в строении, нередко связанных со сменой функций, — важный вопрос, который не был достаточно подробно рассмотрен в предшествовавших изданиях этого труда. Я повторю теперь вкратце приведенные примеры.

По отношению к жирафе постоянное сохранение особей какого-то исчезнувшего высокого жвачного, обладавшего самой длинной шеей, ногами и пр. и способного поэтому обгрызать деревья на высоте, несколько превышающей обычную, равно как и постоянное истребление тех, которые не могли тянуться так высоко, может вполне объяснить образование этого замечательного четвероногого; но продолжительное употребление этих частей, связанное с наследственностью, в значительной мере могло способствовать их координации. У многих насекомых, «подражающих» различным предметам, вполне вероятно, что основой для действия естественного отбора в каждом отдельном случае служило случайное сходство с каким-нибудь обычным предметом; после этого сходство все более совершенствовалось путем сохранения время от времени незначительных вариаций, усиливающих это сходство; этот процесс продолжался до тех пор, пока насекомое продолжало изменяться и пока все более и более совершенствовавшееся сходство помогало ему уберечься от зорких врагов. У некоторых видов китов обнаруживается наклонность к образованию на нёбе неправильных мелких роговых бугорков; вполне возможно, что естественный отбор сохранял все благоприятные вариации, пока эти бугорки не превратились сначала в слоеватые шишки или зубцы, подобные тем, какие мы встречаем на клюве гуся, затем в короткие пластинки, как у домашней утки, далее в пластинки, столь же совершенные, как у широконоски, и, наконец, в гигантские пластины китового уса, какие мы видим во рту гренландского кита. В семействе уток эти пластинки употребляются вначале в качестве зубов, затем отчасти как зубы, отчасти как процеживающий аппарат и, наконец, исключительно для этой последней цели.

Развитию таких органов, как только что упомянутые роговые пластинки или китовый ус, насколько мы можем судить, привычка или употребление могли только очень мало способствовать или даже вовсе не способствовали. С другой стороны, перенос нижнего глаза у плоскотелых рыб на верхнюю сторону головы или образование цепкого хвоста могут быть почти исключительно приписаны продолжительному употреблению, связанному с наследственностью. По отношению к млечным железам высших животных самое вероятное предположение заключается в том, что первоначально кожные железы на всей поверхности мешка сумчатых выделяли питательную жидкость и что затем эти железы были усовершенствованы в своей функции естественным отбором и сконцентрированы на ограниченном участке, что и положило основание образованию млечных желез. При объяснении превращения ветвистых игл, служивших для защиты у некоторых древних иглокожих, в трехветвистые педицеллярии пред-

ставляется так же мало трудностей, как и при объяснении образования клешней ракообразных путем медленных полезных модификаций из последнего и предпоследнего сегментов конечностей, первоначально использовавшихся исключительно для передвижения. Авикулярии и вибракулы у Polyzoa представляют собой органы, резко различающиеся по своей внешности, но происшедшие из одного источника, и на примере вибракул мы можем понять, какое удобство приносили последовательные градации. Что касается поллинарий орхидей, то можно проследить, как нити, первоначально связывавшие зернышки пыльцы, сливаются в хвостики; таким же образом можно проследить те стадии, через которые свободные концы хвостиков оказываются связанными с липким веществом, подобным тому, которое выделяется на рыльцах обыкновенных цветков и служит почти, хотя и не вполне, для той же цели; причем все эти переходные ступени явно полезны для обладающих ими растений. О лазящих растениях я считаю излишним повторять то, что было только что сказано.

Нередко спрашивали: если естественный отбор представляет собою такую могучую силу, то почему он не снабдил некоторые виды тем или другим органом, который, казалось бы, мог быть для них полезным? Но было бы совершенно неблагоразумно ожидать точного ответа на подобные вопросы, учитывая, как глубоко наше незнание относительно прошлой истории любого вида и тех условий, которые в настоящее время определяют его численность и распространение. В большинстве случаев можно указать только общие и лишь в очень редких случаях ближайшие причины. Для того чтобы адаптировать какой-нибудь вид к новому образу жизни, почти необходимы многочисленные координированные модификации, и нередко могло случаться, что соответственные части не варьировали в надлежащем направлении или в надлежащей степени. Увеличение численности многих видов должно было сдерживаться вследствие разрушительного действия факторов, не имевших никакого отношения к тем органам, которые нам представляются полезными и, казалось бы, могли образоваться путем естественного отбора. В таких случаях, так как борьба за жизнь не зависела от этих органов, они и не могли быть приобретены путем естественного отбора. Часто для развития известного органа требуются сложные и долго длящиеся условия совершенно специального свойства, а такие условия могли встречаться только очень редко. Полагают, что какой-нибудь орган, который, по нашему часто ошибочному мнению, мог бы оказаться полезным для вида, должен при любых обстоятельствах образоваться путем естественного отбора; такое предположение прямо противоречит тому, что нам известно о способе действия последнего. М-р Майварт не отрицает, что естественный отбор кое-что сделал, но полагает, что он «явно недостаточен» для объяснения целого ряда явлений, которые я объясняю его деятельностью. Его главнейшие доводы были здесь разобраны, а остальные будут рассмотрены далее. Мне кажется, что они не обладают ни малейшей доказательностью и представляют очень мало веса по сравнению с теми, которые отдают предпочтение силе естественного отбора, которой содействовали и другие часто упоминавшиеся факторы. Считаю своим долгом заметить, что некоторые факты и доводы,

использовавшиеся мною здесь, были уже выдвинуты с той же целью в прекрасной статье, недавно появившейся в «Medico-Chirurgical Review».

В настоящее время почти все натуралисты допускают эволюцию в той или иной форме. М-р Майварт полагает, что виды изменяются благодаря «некоторой внутренней силе или наклонности», относительно которой нам ничего не известно. Все эволюционисты допускают, что виды обладают способностью изменяться, но, по моему мнению, нет никакой нужды призывать какую-то внутреннюю силу, помимо наклонности к обыкновенной изменчивости, которая при содействии искусственного отбора привела к образованию многочисленных прекрасно адаптированных домашних рас, а при содействии естественного отбора также могла произвести естественные расы или виды путем градуальных шагов. Конечным результатом, как уже было объяснено, является вообще прогресс организации, а в некоторых немногочисленных случаях — регресс.

М-р Майварт далее склоняется к мнению, которое разделяют с ним и другие натуралисты, что новые виды появлялись «внезапно, путем одновременно появляющихся модификаций». Так, например, он полагает, что различие между вымершим трехпалым гиппарионом и лошадью возникло внезапно. Ему кажется трудным допустить, чтобы крыло птицы «могло развиться каким-нибудь иным путем, помимо сравнительно внезапной модификации, резко выраженной и важной»; по-видимому, тот же взгляд он готов распространить и на крыло летучих мышей и птеродактилей. Это заключение, предполагающее наличие продолжительных разрывов, т. е. перерывов в последовательном ряде, представляется мне в высшей степени невероятным.

Всякий, кто убежден в медленности и градуальности эволюции, конечно, допустит, что изменения видов могли быть столь же резки и значительны, как и всякая единичная вариация, которую мы встречаем в природе или даже в условиях доместикации. Но так как виды более изменчивы при доместикации и разведении, чем в их естественных условиях, то невероятно, чтобы такие большие и резкие вариации, какие появляются иногда при доместикации, часто встречались в природе. Некоторые из таких вариаций должны быть приписаны реверсии, а признаки, которые при этом вновь появляются, по всей вероятности, первоначально во многих случаях приобретались градуальным способом. Еще большее число должно быть названо уродствами; таковы шестипалые люди, люди с колючей кожей, анконские овцы, рогатый скот ньята и пр., и так как они резко отличаются по своим свойствам от естественных видов, то и бросают весьма мало света на занимающий нас вопрос. За исключением подобных резких вариаций, немногие остающиеся случаи, если бы они были найдены в природе, были бы в лучшем случае отнесены к числу сомнительных видов, тесно связанных с их родоначальными типами.

Нижеследующие доводы заставляют меня сомневаться в том, что естественные виды могли изменяться резко, как иногда домашние расы, и совершенно не верить тому, что такие перемены могли произойти тем удивительным способом, который указывает м-р Майварт. Согласно всему нашему опыту, резко и сильно выраженные вариации встречаются у наших

домашних форм как единичные случаи и через длинные промежутки времени. Если такие вариации появлялись в природе, они, как было пояснено ранее, должны были утрачиваться вследствие случайного уничтожения и путем последующего свободного скрещивания; то же, как известно, верно и для домашнего состояния, если только такого рода резкие вариации будут особенно тщательно охраняться и изолироваться человеком. Отсюда предположенный м-ром Майвартом способ внезапного возникновения нового вида обязательно потребовал бы, вопреки всяким аналогиям, допущения, что несколько удивительно модифицированных особей появилось одновременно в одной и той же области. Эта трудность, как и в случае бессознательного отбора человеком, устраняется по теории градуальной эволюции сохранением большого числа особей, более или менее варьировавших в каком-либо благоприятном направлении, и истреблением большого числа особей, варьировавших в противоположном направлении.

Не может быть сомнения, что виды эволюировали крайне малыми шагами. Виды и даже роды многих больших естественных семейств представляют такую тесную степень родства, что многих из них трудно различить. На любом континенте, подвигаясь с севера на юг или из равнин в горы и т. п., мы встречаемся со множеством близкородственных или замещающих видов; то же обнаруживается и на некоторых отдельных материках, которые, как мы имеем основание предполагать, были прежде соединены друг с другом. Высказывая эти и следующие замечания, я вынужден ссылаться на некоторые данные, которые будут обсуждены далее. Взгляните на многочисленные острова, окаймляющие какой-нибудь материк, и обратите внимание, какое значительное число их обитателей может быть отнесено лишь к сомнительным видам. То же мы увидим, если заглянем в прошлое и сравним виды, только что сошедшие со сцены, с видами, еще существующими в той же области, или если мы сравним ископаемые виды, заключенные в последовательных ярусах одной и той же геологической формации. Очевидно, что многочисленные виды теснейшим образом связаны с еще существующими видами или с недавно существовавшими; едва ли кто-нибудь станет утверждать, что такие виды появились внезапным или прерывистым путем. Не следует забывать и того, что останавливая внимание на отдельных признаках родственных, а не резко различных видов, мы можем проследить многочисленные и поразительно тонкие градации, связывающие друг с другом весьма различные органы.

Многие обширные группы фактов становятся понятными только на основании принципа, что виды эволюировали посредством очень малых шагов. Таков, например, тот факт, что виды, относящиеся к значительным родам, более сходны между собой и представляют большее число разновидностей, чем виды меньших родов. Виды первой категории собраны также в небольшие группы, подобно тому как разновидности группируются вокруг видов; представляют они и другие аналогии с разновидностями, как было показано в нашей II главе. На основании этого же принципа мы можем понять, почему видовые признаки более изменчивы, чем признаки родовые, и почему чрезмерно или исключительным образом развитые

органы более изменчивы, чем остальные органы того же вида. В этом же направлении можно было бы привести много аналогичных фактов.

Хотя весьма много видов почти несомненно образовались ступенями, различия между которыми не превышают различий между слабо выраженными разновидностями, тем не менее можно допустить, что некоторые могли развиться иным, более резким способом. Но такое предположение не может быть допущено без представления убедительного доказательства. Едва ли заслуживают внимания неясные и во многих случаях ложные аналогии, как это было указано м-ром Чонси Райтом, которые выдвигались в защиту этого взгляда, как например внезапная кристаллизация неорганических веществ или падение многогранного сфероида с одной грани на другую. Одна только категория фактов, а именно внезапное появление новых и отличающихся от остальных форм жизни в наших геологических формациях, на первый взгляд, как будто поддерживает это предположение о внезапности развития. Но убедительность этих данных зависит исключительно от степени совершенства геологической летописи, касающейся отдаленных периодов истории земли. Если эта летопись так фрагментарна, как настаивают на том многие геологи, то нет ничего удивительного, что некоторые новые формы представляются нам развившимися внезапно.

Если только мы не допустим превращений, так же невероятных, как те, которые отстаивает м-р Майварт, например внезапное развитие крыльев птиц или летучих мышей или такое же внезапное превращение гиппариона в лошадь, то предположением о резких модификациях едва ли будет брошен какой-нибудь свет на отсутствие связующих звеньев в наших геологических формациях. Но против этого представления об изолированных друг от друга превращениях решительно протестует эмбриология. Хорошо известно, что крылья птиц и летучих мышей и ноги лошадей или других четвероногих в раннем эмбриональном периоде не различаются между собой и что они дифференцируются путем нечувствительных, тонких переходов. Различного рода эмбриональное сходство может быть, как мы увидим далее, объяснено тем, что предки наших ныне существующих видов изменялись уже по окончании раннего периода своего развития и передавали свои вновь приобретенные признаки своим потомкам в соответствующем же возрасте. Таким образом, зародыш оставался почти не затронутым, и он является как бы свидетелем прошлых состояний вида. Этим объясняется тот факт, что ныне существующие виды в течение ранних стадий своего развития так часто походят на более древние и исчезнувшие формы того же класса. С этой точки зрения на эмбриональное сходство, а в сущности и со всякой иной точки зрения представляется невероятным, чтобы животное могло подвергаться таким мгновенным и резким превращениям, о которых была речь, и чтобы его эмбриональные стадии развития не сохранили бы и следа какого-нибудь внезапного превращения; невероятно потому, что каждая деталь в его строении развивается путем нечувствительных тонких переходов.

Кто предполагает, что какая-нибудь древняя форма вследствие какой-то внутренней силы или стремления внезапно превратилась в форму, например снабженную крыльями, тот почти принужден, вопреки всякой ана-

логии, допустить, что большое число особей изменилось одновременно. Невозможно отрицать, что подобные внезапные и глубокие изменения в строении существенно отличаются от тех, которые большинство видов, по-видимому, действительно испытало. Он будет вынужден допустить далее, что многочисленные черты строения, прекрасно адаптированные ко всем другим частям того же существа и к окружающим его условиям, образовались также внезапно; и для этих сложных и удивительных коадаптаций он не в состоянии будет предложить даже и тени какого бы то ни было объяснения. Он будет вынужден допустить, что эти глубокие и внезапные превращения не оставили ни малейшего следа и воздействия на зародыш. Допустить все это, мне кажется, значит вступить в область чудесного, покинув область Науки.

Глава VIII

ИНСТИНКТ

Инстинкты подобны привычкам, но отличны от них по происхождению. — Градации инстинктов. — Травяные тли и муравьи. — Инстинкты изменчивы. — Инстинкты домашних животных, их происхождение. — Естественные инстинкты кукушки, Molothrus, страуса и паразитических пчел. — Муравьи-рабовладельцы. — «Общественная» пчела, нестроительный инстинкт. — Изменения инстинкта и организации не обязательно одновременны. — Трудности теории Естественного отбора инстинктов. Бесполые или стерильные насекомые. — Краткий обзор.

Многие инстинкты столь удивительны, что их развитие, вероятно, покажется читателю трудностью, достаточной для ниспровержения моей теории. В целом я могу заранее сказать, что не занимаюсь здесь вопросом о происхождении умственных способностей, как не занимался и вопросом о происхождении жизни. Нас интересует лишь многообразие инстинкта и других умственных способностей у животных одного и того же класса.

Я не пытаюсь дать какое-либо определение инстинкта. Легко показать, что под этим термином обычно разумеются некоторые различные психические действия; но каждый понимает, что хотят сказать, когда говорят, что инстинкт заставляет кукушку совершать свои перелеты и класть яйца в гнезда других птиц. Действие, для исполнения которого от нас самих требуется опыт, исполняемое животным, особенно очень молодым, без опыта, или исполняемое одинаково многими особями без знания с их стороны цели, с которой оно производится, обычно называют инстинктивным. Но я могу сказать, что ни одна из этих характеристик не может считаться универсальной. Небольшая доза соображения или ума, как выражается Пьер Губер (Pierre Huber), часто наблюдается у животных, даже низко стоящих на лестнице природы.

Фредерик Кювье (Frederick Cuvier) и некоторые из более старых метафизиков сравнивали инстинкт с привычкой. Я думаю, что это сравнение вовсе не относится к происхождению инстинкта, а дает точное представление о состоянии ума, под влиянием которого инстинктивное действие совершается. Многие привычные действия выполняются нами совершенно бессознательно и нередко даже прямо вопреки нашему сознательному желанию! Однако они могут быть модифицированы волей или рассудком. Привычки часто связываются с другими привычками, с известным периодом времени или с известным состоянием организма. Однажды приобре-

тенные, они часто остаются постоянными в течение всей жизни. Можно указать и другие черты сходства между инстинктами и привычками. Как при повторении хорошо знакомого напева, так и при инстинкте одно действие следует за другим до известной степени ритмически; если кого-нибудь прервать среди пения или при повторении чего-нибудь заученного, он обычно бывает вынужден начать с начала, чтобы приобрести привычный ход мысли. То же самое нашел П. Убер у гусеницы, строящей очень сложный кокон, а именно: если он брал гусеницу, завершившую свой кокон, положим, до шестой стадии постройки, и пересаживал ее в кокон, доведенный только до третьей стадии, то гусеница просто снова делала четвертую, пятую и шестую стадии постройки; если же, однако, гусеница бралась из кокона третьей стадии и пересаживалась в кокон, доведенный до шестой, так что значительная часть ее работы уже сделана, она попадала в очень большое затруднение: вместо того, чтобы найти себе в этом какое-нибудь облегчение, она, чтобы окончить работу, казалась вынужденной начинать с третьей стадии, на которой ее остановили, и с нее пыталась доводить до конца уже почти оконченную работу.

Если мы предположим, что какое-нибудь привычное действие становится наследственным, — а можно доказать, что иногда так и бывает на самом деле, — то сходство между тем, что было первоначально привычкой и инстинктом, становится близким до неотличимости. Если бы трехлетний Моцарт стал играть на фортепиано не после поразительно малой практики, а совсем без практики, то справедливо было бы сказать, что он это делает инстинктивно. Но было бы большой ошибкой думать, что большое число инстинктов может зародиться из привычки одного поколения и быть наследственно передано следующим поколениям. Без труда можно доказать, что самые удивительные инстинкты из тех, с которыми мы имеем дело, именно инстинкты «общественной» пчелы и многих муравьев, не могли быть приобретены путем привычки.

Всеми принимается, что для благополучия каждого вида при современных условиях его существования инстинкты настолько же важны, как и черты строения его тела. В случае перемен в жизненных условиях по крайней мере возможно, что слабые модификации инстинкта могут оказаться полезными для вида; и если можно доказать, что инстинкты изменяются хотя в слабой степени, то я не вижу трудности для естественного отбора, сохраняющего и продолжительно кумулирующего вариации в инстинктах до любой степени полезности. Таким образом, я полагаю, произошли самые сложные и удивительные инстинкты. Как модификации в строении тела возникают и развиваются от употребления или привычки и ослабевают или исчезают от неупотребления, так точно, не сомневаюсь, было и с инстинктами. Но я думаю, что последствия привычки во многих случаях имеют второстепенное значение сравнительно с результатами естественного отбора так называемых спонтанных вариаций инстинктов, т. е. вариаций, вызываемых теми же самыми неизвестными причинами, которые обусловливают и слабые уклонения в строении тела.

Едва ли какой-нибудь сложный инстинкт может образоваться посредством естественного отбора иначе, как путем медленной и градуальной

кумуляции многочисленных слабых полезных вариаций. Отсюда, как и в строении тела, мы не можем находить в природе подлинные постепенные переходные градации, которыми был приобретен каждый сложный инстинкт, так как это можно было бы проследить только в ряде прямых предков каждого вида; но некоторое доказательство подобных переходных градаций мы должны найти в боковых линиях потомков или по крайней мере мы должны быть в состоянии доказать, что подобные градации возможны; и это мы действительно можем доказать. [1]Принимая во внимание, что инстинкты животных изучены очень мало вне Европы и Северной Америки, инстинкты же вымерших видов нам совершенно неизвестны, я был удивлен, как много можно найти градаций, ведущих к самым сложным инстинктам.[1] Изменения в инстинкте иногда могут облегчаться тем, что один и тот же вид имеет различные инстинкты в разные периоды своей жизни, в разные времена года, находясь в разных условиях существования, и т. д.; в таком случае естественный отбор может сохранить то тот, то другой инстинкт. И подобные случаи многообразия инстинкта у одного и того же вида, как можно доказать, действительно существуют в природе.

Далее, как и в случае со строением тела, и согласно с моей теорией. инстинкт каждого вида полезен для него самого, но, насколько мы можем судить, никогда не развивался исключительно для блага других. Насколько мне известно, один из самых выразительных примеров, когда животное совершает действие, видимо, полезное только для другого, представляют собой травяные тли, добровольно отдающие, как это было впервые замечено Убером, сладкое выделение муравьям; что они делают это добровольно, доказывается следующими фактами. Я удалил всех муравьев от группы приблизительно с дюжину тлей, сидевших на листе щавеля, и не давал им приблизиться в продолжение нескольких часов. Я был уверен, что по истечении этого времени у тлей явится потребность выделить свой экскрет. Некоторое время я рассматривал их в увеличительное стекло, но ни одна из них не выделяла; затем я трогал и щекотал их волосом, стараясь сделать это по возможности так, как делают муравьи своими усиками, но все-таки ни одна не выделяла. После этого я пустил к ним муравья, и по его быстрым движениям стало сразу видно, что он хорошо знает, какое богатое стадо он нашел; затем он начал трогать своими усиками брюшко сначала одной, потом другой тли, и каждая из них, как только чувствовала прикосновение усиков, немедленно поднимала свое брюшко и выделяла прозрачную каплю сладкого вещества, которая жадно пожиралась муравьем. Даже совсем молодые тли вели себя точно так же, доказывая, что этот акт является у них инстинктивным, а не результатом опыта. [2]Из наблюдений Убера известно, что тли не выказывают к муравьям неприязни; но они в конце концов вынуждены выделить свой экскрет, если муравьев нет.[2] Так как этот экскрет чрезвычайно клейкий, то, несомненно, удаление его выгодно для тлей, и поэтому они выделяют экскрет, вероятно, не только на пользу муравьям. Хотя, таким образом, нет доказательства, чтобы какое бы то ни было животное совершало действие, полезное исключительно для другого вида, однако каждый стремится извлечь выгоду из инстинктов других, точно так же как каждый извлекает пользу

из более слабого строения тела других видов. Следовательно, некоторые инстинкты не могут считаться абсолютно совершенными; но так как подробности относительно этого и других подобных вопросов не необходимы, то на них можно здесь не останавливаться.

Так как некоторая степень вариации инстинктов в естественном состоянии и наследственная передача таких вариаций необходимы для действия естественного отбора, то в подтверждение этого надо бы привести по возможности больше примеров, но недостаток места мешает мне это сделать. Я могу только утверждать, что инстинкты несомненно варьируют; так, например, инстинкт миграции может варьировать пространственно и по направлению и даже совершенно утрачиваться. Точно так же гнезда птиц иногда варьируют в зависимости от выбранного для них места, природы и температуры страны, часто же от причин, нам совершенно неизвестных; Одюбон привел несколько замечательных случаев разницы в устройстве гнезд одного и того же вида в северных и южных Соединенных Штатах. [3]Если, однако, инстинкт изменчив, то можно спросить, почему он не дает пчёлам «уменья пользоваться каким-либо другим материалом, когда нет воска». Но какой другой материал могли бы употреблять пчёлы? Они могут употреблять в дело, как я видел, затвердевший воск с киноварью и мягкий, смешанный с жиром. Эндру Найт наблюдал, что его пчёлы вместо того, чтобы трудолюбиво собирать клей, пользовались цементирующей смесью из воска и скипидара, которой были обмазаны деревья с ободранной корой. Недавно было указано, что пчёлы, вместо того чтобы собирать пыльцу, охотно пользуются весьма различными веществами, например овсяной мукой.[3] Боязнь какого-либо определенного врага, конечно, инстинктивное свойство, как это можно видеть на птенцах, но оно усиливается опытом и зрелищем страха, обнаруживаемого другими животными перед тем же врагом. Боязнь человека, как я показал это в другом месте, медленно приобретается различными животными, населяющими пустынные острова, и пример этого мы видим даже в Англии: все наши крупные птицы более пугливы, нежели мелкие, так как крупные усиленно преследуются человеком. Мы можем спокойно приписать большую пугливость крупных птиц этой причине, потому что на необитаемых островах крупные птицы не боязливее мелких, и сорока, столь осторожная в Англии, настолько доверчива в Норвегии, насколько серая ворона — в Египте.

Многими фактами можно доказать, что умственные свойства животных одного и того же вида, рожденных в диком состоянии, сильно варьируют. Точно так же можно привести много примеров случайных и странных привычек у диких животных, которые (если бы они оказались полезными для вида) могли бы посредством естественного отбора послужить источником для новых инстинктов. Но я хорошо знаю, что такие общие утверждения, без подробного изложения фактов, произведут мало впечатления на ум читателя. Я могу лишь повторить свое уверение, что я не говорю без веских доказательств.

Наследственные изменения привычки или инстинкта у домашних животных

Возможность или даже вероятность наследственных вариаций инстинкта в природе может быть подкреплена кратким обзором некоторых случаев у домашних животных.[4] Благодаря этому мы получим возможность определить долю участия привычки и отбора так называемых спонтанных вариаций в модификации умственных свойств наших домашних животных. Известно, как сильно варьируют у домашних животных умственные свойства. Так, например, одни кошки, естественно, ловят крыс, другие — мышей, и эти наклонности передаются по наследству.[4] Одна кошка, по свидетельству м-ра Сент-Джона (St. John), всегда приносила домой дичь, другая — зайцев или кроликов, третья охотилась в болотистой местности и почти каждую ночь добывала вальдшнепов и бекасов. Можно привести большое число любопытных и несомненных случаев наследственной передачи разных оттенков склонностей и нрава, а также в высшей степени странных привычек, стоящих в связи с известным душевным состоянием или с определенными периодами времени. Но остановимся на хорошо известном случае с породами собак: нет никакого сомнения, что молодые пойнтеры (я сам видел этому поразительный пример) могут иногда делать стойку, и даже лучше, чем другие собаки, в первый же раз, как их выводят в поле; обнаружение и подача дичи, без сомнения, до некоторой степени наследуются охотничьими собаками; у овчарок — привычка бегать вокруг стада, вместо того чтобы бросаться на стадо овец. Я не могу признать, что эти действия существенно отличаются от настоящих инстинктов: они совершаются молодью без опыта, почти одинаково каждой особью, они совершаются каждой породой с большим рвением, но без понимания последствий, потому что молодой пойнтер, делая стойку, так же мало понимает, что он помогает своему хозяину, как и капустница — почему она откладывает свои яички на лист капусты. Видя, как молодой и ненатасканный волк одной породы, почуяв добычу, останавливается как вкопанный и затем медленно, особой походкой крадется вперед, тогда как волк другой породы, вместо того чтобы бросаться на стадо оленей, бегает вокруг него, чтобы загнать его в отдаленное место, мы с уверенностью можем назвать эти действия инстинктивными. Домашние инстинкты, как их можно назвать, конечно, гораздо менее постоянны, нежели естественные, но они испытывали действие гораздо менее сурового отбора и передавались в течение несравненно более короткого периода при менее постоянных условиях существования.

До чего постоянна наследственная передача этих домашних инстинктов, привычек и склонностей и до чего любопытно они комбинируются, можно хорошо видеть при скрещивании собак различных пород. Известно, что скрещивание с бульдогом развивает во многих поколениях борзой смелость и упорство; скрещивание с борзой развило в целой семье овчарок склонность охотиться за зайцами. Эти домашние инстинкты при их изучении путем скрещивания похожи на естественные инстинкты, которые также любопытно комбинируются между собой и в течение долгого вре-

мени сохраняют следы инстинктов каждого из родителей; Ле Руа (Le Roy), например, описывает собаку, прадед которой был волком и которая сохранила следы своего дикого предка лишь в том, что никогда не шла к хозяину по прямой линии, когда ее звали.

Домашние инстинкты иногда рассматриваются как такие действия, которые стали наследственными лишь в результате продолжительной и принудительной привычки, но это неверно. Никто не подумал бы учить, да, вероятно, и не выучил бы турмана кувыркаться в воздухе, — движение, которое, как я могу засвидетельствовать, совершается и молодыми птицами, никогда не видавшими кувыркающегося голубя. Мы можем думать, что какой-либо голубь выказал слабую склонность к этой странной привычке, и продолжительный отбор лучших особей в ряде последовательных поколений сделал турманов тем, что они представляют собой сейчас; близ Глазго есть турманы, которые, как я слышал от м-ра Брента (Brent), не могут подняться на 18 дюймов, не перекувырнувшись. Можно сомневаться, чтобы кто-нибудь вздумал учить собаку делать стойку, если бы какая-нибудь собака не обнаружила к этому естественной склонности; и известно, что иногда эта способность действительно проявляется, как я сам однажды наблюдал на одном чистокровном терьере; стойка, как многие думают, вероятно, представляет собой только продолжительную остановку животного, приготовляющегося броситься на добычу. Раз первая наклонность к стойке однажды появилась, методический отбор и наследственные результаты вынужденной тренировки в ряде последовательных поколений могли быстро завершить дело; а бессознательный отбор продолжается и теперь, так как каждый стремится приобрести, не заботясь об улучшении породы, таких собак, которые наилучшим образом ищут и делают стойку. С другой стороны, в некоторых случаях достаточно было одной привычки; едва ли какое другое животное труднее приручить, чем молодого дикого кролика, и едва ли какое другое животное является более ручным, нежели молодежь от прирученного кролика; но я с трудом могу допустить, чтобы домашние кролики часто становились предметом отбора только из-за их кротости, и потому по крайней мере бóльшую часть их наследственному изменению от крайней дикости до крайней прирученности мы должны приписать привычке и продолжительному содержанию в неволе.

Естественные инстинкты утрачиваются при доместикации; замечательный пример этого мы видим на тех породах кур, которые очень редко или даже никогда не делаются наседками, т. е. никогда не садятся на яйца. Лишь обычность многих явлений мешает нам заметить, до какой степени и как прочно модифицированы умственные способности наших домашних животных. Едва ли можно сомневаться, что привязанность к человеку стала у собаки инстинктивной. Волки, лисицы, шакалы и разные виды рода кошек, приручаясь, все-таки охотно нападают на домашнюю птицу, овец и свиней, и эта же наклонность оказалась неискоренимой у собак, привезенных щенками из таких стран, как Огненная Земля и Австралия, где дикари не держат этих домашних животных. С другой стороны, как мало надо учить наших домашних собак, даже в их ранней молодости,

чтобы они не нападали на домашнюю птицу, овец и свиней! Без сомнения, случайно и они производят такие нападения, но тогда их наказывают, а если это не помогает, то их уничтожают; таким образом, привычка и в некоторой степени отбор, вероятно, действовали совместно в воспитании наших собак с помощью наследственности. С другой стороны, цыплята всецело под влиянием привычки утратили страх перед собакой и кошкой, без сомнения, первоначально бывший у них инстинктивным, потому что, как сообщил мне капитан Хаттон (Hutton), цыплята родоначальной формы — Gallus bankiva, но выведенные в Индии курицей, бывают сначала чрезвычайно дики. То же наблюдается у молодых фазанов, выведенных в Англии курицей. Это не значит, что цыплята вообще утратили чувство страха, а только страх перед собаками и кошками, потому что, когда мать предупреждает их об опасности, они разбегаются (особенно индюшата) и прячутся в растущей кругом траве; последнее делается, очевидно, инстинктивно с целью дать матери возможность улететь, что мы видим у диких наземных птиц. Но этот инстинкт, сохраняемый нашими цыплятами, сделался бесполезным при доместикации, так как мать вследствие неупотребления крыльев почти совсем утратила способность летать.

Отсюда мы можем заключить, что при доместикации некоторые инстинкты были приобретены, природные же инстинкты были утрачены отчасти вследствие привычки и отчасти вследствие кумуляции человеком посредством отбора в ряде последовательных поколений таких своеобразных психических склонностей и действий, какие первоначально вызывались тем, что мы вследствие нашего незнания называем случайностью. В некоторых случаях одной вынужденной привычки были достаточно, для того чтобы произвести наследственные преобразования; в других случаях вынужденная привычка не имела значения и все было результатом отбора, как методического, так и бессознательного; но в большинстве случаев привычка и отбор, вероятно, шли рука об руку.

Специальные инстинкты

Быть может, ознакомившись с несколькими примерами, мы лучше поймем, как в естественном состоянии инстинкты модифицируются путем отбора. Я выберу только три, а именно: инстинкт, заставляющий кукушку класть яйца в чужие гнезда, рабовладельческий инстинкт некоторых муравьев и строительные способности медоносной пчелы. Два последних инстинкта натуралисты обычно и вполне справедливо признают самыми удивительными из всех известных инстинктов.

Инстинкты кукушки. Некоторые натуралисты усматривают непосредственную причину инстинкта кукушки в том, что она несется не ежедневно, но с промежутками в два или три дня; поэтому, если бы она устраивала свое собственное гнездо и сама высиживала яйца, то первые отложенные яйца оставались бы некоторое время ненасиженными либо в одном и том же гнезде были бы и яйца, и птенцы разного возраста. Поэтому процесс откладки и насиживания был бы растянут недопустимо, особенно

потому, что кукушка улетает очень рано; и, во-вторых, птенец, вылупившийся первым, вероятно, выкармливался бы одним только самцом. Но американская кукушка находится именно в таком положении, потому что она устраивает свое собственное гнездо и имеет в одно и то же время и яйца, и птенцов, выведенных в последовательные сроки. Одни утверждали, другие отрицали, что американская кукушка иногда откладывает яйца в чужие гнезда; но я недавно слышал от д-ра Мереля (Merrell) из штата Айова, что однажды он нашел в Иллинойсе молодую кукушку вместе с молодой сойкой в гнезде голубой сойки (Garrulus cristatus), и так как обе птицы были почти оперены, то ошибки в определении их быть не могло. Я мог бы привести еще несколько примеров таких птиц, которые иногда откладывают яйца в чужие гнезда. Предположим теперь, что отдаленный предок нашей европейской кукушки имел привычки американской кукушки и случайно откладывал яйцо в гнездо другой птицы. Если благодаря этой случайной повадке старая птица приобретала преимущество в том отношении, что могла раньше улететь, или в каком-либо другом отношении, или если молодая птица благодаря преимуществу, которое вытекает из ошибки инстинкта другого вида, могла развиваться более сильной по сравнению с выкормленными своей собственной матерью, которая обременена одновременными заботами о яйцах и птенцах разного возраста, то и старые птицы, и птенцы приобрели бы преимущество. По аналогии мы должны допустить, что выкормленные таким образом птенцы благодаря наследственности способны усвоить редкую и уклоняющуюся привычку своей матери и в свою очередь откладывать яйца в чужие гнезда, а вследствие этого успешнее выкармливать своих детенышей. Я думаю, что своеобразный инстинкт нашей кукушки порожден именно так. Недавно Адольф Мюллер (Adolf Müller) также привел достаточное доказательство того, что кукушка иногда откладывает яйца на голую землю, насиживает их и выкармливает своих птенцов. Такой редкий случай, вероятно, представляет собою реверсию к давно потерянному первоначальному инстинкту гнездования.

[5]Мне возражали, что я не обратил внимания на некоторые другие родственные инстинкты и адаптации в строении кукушки, которые, как говорят, по необходимости координированы друг с другом. Но теоретические соображения по поводу инстинкта, известного нам исключительно у одного вида, во всяком случае бесполезны, так как мы не находим для этого никаких фактов, которыми мы могли бы руководствоваться. До последнего времени были известны только инстинкты европейской и непаразитической американской кукушки; теперь, по наблюдениям м-ра Рамзи (Ramsay), мы имеем некоторые сведения о трех австралийских видах, откладывающих яйца в гнезда других птиц. Следует обратить внимание на три главных обстоятельства: во-первых, обыкновенная кукушка, за редкими исключениями, сносит только по одному яйцу в гнездо, вследствие чего большой и прожорливый птенец получает корм в избытке. Во-вторых, яйца удивительно малы, не более яиц полевого жаворонка — птицы, которая вчетверо меньше кукушки. Малая величина яиц действительно представляет собой адаптацию, и мы можем в этом убедиться из

факта, что непаразитическая американская кукушка несет яйца, полноценные по величине. В-третьих, молодая кукушка, вылупившись из яйца, уже обладает инстинктом, силой и своеобразно устроенной спиной, что позволяет ей выбрасывать своих сводных братьев, которые затем погибают от голода и холода. И это было смело названо благоприятным приобретением для того, чтобы молодая кукушка могла получить достаточно корма, а ее сводные братья погибали, прежде чем успеют развиться!

Обратимся теперь к австралийским видам; хотя эти птицы кладут обычно по одному яйцу в гнездо, но не редкость найти два и даже три яйца в одном и том же гнезде. У бронзовой кукушки яйца значительно варьируют по своим размерам: от восьми до десяти линий в длину. Допустим, что для этого вида оказалось выгодным нести яйца еще меньшего размера, чем ныне откладываемые, для того чтобы ввести в заблуждение своих приемных родителей либо, что более вероятно, чтобы птенцы вылуплялись в короткий период (так как утверждают, что существует соотношение между величиной яиц и продолжительностью их высиживания); в таком случае нетрудно допустить, что могла бы образоваться раса или вид, который откладывал бы всё более и более мелкие яйца, так как было бы надежнее высиживать и выхаживать их. М-р Рамзи замечает, что две австралийские кукушки, откладывая яйца в открытое гнездо, обнаруживают решительное предпочтение гнездам с яйцами, сходными по окраске с их собственными. Европейский вид заметно обнаруживает наклонность к подобному же инстинкту, но нередко и уклоняется от него, так как доказано, что эта кукушка кладет свои светлые бледно окрашенные яйца в гнезда садовой завирушки с яркими зеленовато-голубыми яйцами. Если бы наша кукушка неизменно обнаруживала упомянутый инстинкт, он, конечно, был бы отнесен к тем инстинктам, относительно которых предполагают, что они были приобретены одновременно. Яйца австралийской бронзовой кукушки, по словам м-ра Рамзи, необычайно изменчивы по окраске; поэтому естественный отбор мог сохранить и закрепить всякую благоприятную вариацию в этом направлении, так же как и в направлении размеров.[5]

У европейской кукушки дети приемных родителей обычно выбрасываются из гнезда в течение трех дней по вылуплении птенца кукушки; а так как последний отличается в этом возрасте своей беспомощностью, то м-р Гулд (Gould) сначала был склонен думать, что выбрасывание совершается самими же приемными родителями. Но теперь он получил несомненные данные относительно молодой кукушки, которую действительно видели в тот момент, когда она, хотя еще и слепая, и неспособная поднять голову, сама выбрасывала своих сводных братьев. Один из них был снова помещен наблюдателем в гнездо и снова выброшен из него. Каким образом был приобретен такой странный и отвратительный инстинкт? Если для молодой кукушки было очень важно, как это, вероятно, и есть на самом деле, получить вскоре после рождения так много пищи, насколько это возможно, я не вижу особой трудности в том, что в ряде последовательных поколений градуально приобретались слепое желание, сила и строение, необходимые для акта выбрасывания, так как молодые кукушки, обладающие наилучше развитыми привычками и строением та-

кого рода, будут наиболее надежно выкормлены. Первою ступенью к приобретению соответствующего инстинкта могло быть совершенно бессознательное беспокойство со стороны птенца, когда он несколько подрастал и становился крепче, а затем эта привычка могла развиться и перейти на более ранний возраст. Это представляет для меня не большее затруднение, чем то, что невылупившийся птенец других птиц приобрел инстинкт пробивать скорлупу или что молодые змеи имеют в верхней челюсти, по наблюдениям Оуэна, острый временный зуб для прорыва прочной оболочки яйца. Действительно, если каждая часть организма подвержена индивидуальным вариациям во всяком возрасте и вариации имеют наклонность передаваться по наследству в соответствующем или более раннем возрасте — положения, которые нельзя оспаривать, то инстинкты и строение молодой особи могут быть медленно модифицированы столь же несомненно, как и у взрослой особи; и то, и другое должно быть принято или отвергнуто вместе со всей теорией естественного отбора.

Некоторые виды Molothrus, весьма своеобразного рода американских птиц, близких к нашим скворцам, имеют паразитические привычки, сходные с привычками кукушки, и представляют интересную градацию в совершенстве их инстинктов. Оба пола M. badius, как это утверждает превосходный наблюдатель м-р Хадсон (Hudson), иногда живут смешанными стаями, а иногда парами. Иногда они строят собственное гнездо, иногда же занимают гнездо, принадлежащее какой-либо другой птице, и при этом иногда выбрасывают чужих птенцов. В некоторых случаях они кладут яйца в захваченное гнездо или, что довольно странно, строят собственное гнездо поверх захваченного. Обычно эти птицы сами высиживают свои яйца и сами же выкармливают детей; но м-р Хадсон говорит, что, вероятно, они иногда паразитируют, так как он видал молодых птиц этого вида, следующих за старыми птицами другого рода, причем они криками требовали для себя корма. Паразитические привычки другого вида Molothrus, именно M. bonariensis, развиты в гораздо большей степени, нежели у предыдущего, но еще далеко не совершенны. Насколько известно, эта птица неизменно кладет яйца в чужие гнезда; но замечательно, что иногда несколько птиц вместе начинают строить грубое, неправильное гнездо, помещая его в удивительно неподходящих местах, как например на листьях крупного чертополоха. Однако, насколько м-р Хадсон мог убедиться, они никогда не кончают постройки такого гнезда. Часто они откладывают в чужом гнезде так много яиц — от 15 до 20, что высиживаются, вероятно, лишь очень немногие из них или даже ни одно не оказывается высиженным. Кроме того, они имеют странную привычку проклевывать яйца в захваченном гнезде, независимо от того, принадлежат ли они их же виду или приемным родителям. Наконец, они роняют много яиц на землю, где последние и погибают. Третий вид, североамериканский M. pecoris, приобрел настолько же совершенные инстинкты, как кукушка, и никогда не кладет в чужое гнездо более одного яйца, вследствие чего выкармливание птенца вполне обеспечено. М-р Хадсон — решительный противник эволюции, но, кажется, был настолько поражен несовершенными инстинктами M. bonariensis, что, приведя мои слова,

спрашивает: «Не должны ли мы считать эти привычки не как специально ниспосланные или созданные инстинкты, но как небольшие следствия, вытекающие из одного общего закона, именно закона (постепенного) перехода?».

Как уже было замечено, разные птицы иногда кладут яйца в гнезда других птиц. Эта привычка довольно обычна у куриных и проливает некоторый свет на своеобразный инстинкт страуса. В этом семействе несколько самок, соединившись вместе, сначала кладут несколько яиц в одном гнезде, затем в другом, высиживаются же яйца самцами. Этот инстинкт, вероятно, может найти себе объяснение в том факте, что самки несут большое количество яиц, но, подобно кукушке, через промежутки в два или три дня. Однако у американского страуса инстинкт еще не достиг совершенства, потому что огромное количество его яиц, как и у M. bonariensis, рассеяно по равнинам, так что я в течение одного дня сбора нашел не менее 20 оброненных и испортившихся яиц.

Многие пчёлы также паразитируют, постоянно откладывая свои яйца в гнезда других видов пчёл. Этот случай еще более замечателен, нежели паразитизм кукушки, потому что у этих пчёл не только инстинкты, но и строение модифицировано в соответствии с их паразитическими привычками: у них нет аппарата для собирания пыльцы, который был бы необходим, если бы они сами запасали корм для своих личинок. Некоторые виды Sphegidae (насекомых, похожих на ос) также паразитируют, и г-н Фабр (Fabre) недавно привел несомненное доказательство в подтверждение того, что Tachytes nigra, хотя обычно и делает свои собственные норки, снабжая их для своих личинок парализованной добычей, однако в том случае, если это насекомое находит уже готовую, снабженную запасами норку другого сфекса, то пользуется добычей и становится время от времени паразитом. В этом случае, как и по отношению к Molothrus или кукушке, я не вижу никакой трудности, для того чтобы изредка встречающуюся привычку естественный отбор сделал постоянной, если она полезна виду и если насекомое, чье гнездо и запасный корм столь преступно захвачены, не вымирает от этого.

Рабовладельческий инстинкт. Этот замечательный инстинкт был впервые открыт у Formica (Polyerges) rufescens Пьером Убером (Pierre Huber) — наблюдателем еще лучшим, чем его знаменитый отец. Этот муравей находится в полнейшей зависимости от своих рабов; без их помощи этот вид несомненно вымер бы в течение одного года. Самцы и фертильные самки совсем не работают, а рабочие, или стерильные, самки, хотя весьма энергичны и мужественны при захвате рабов, не несут никакой другой работы. Они неспособны устроить для себя муравейник или выкормить своих личинок. Когда старое гнездо становится неудовлетворительным и они вынуждены переселяться, переселение производится рабами, которые переносят своих хозяев в челюстях. Хозяева до того беспомощны, что когда Убер запер около 30 из них без рабов, но в изобилии снабдив их любимым кормом и оставив около них личинок и куколок, чтобы побудить их к работе, они ничего не делали, не могли даже сами есть и многие из них погибли от голода. Тогда Убер пустил к ним одного раба (F. fusca),

и последний сейчас же принялся за работу, накормил и спас выживших, сделал несколько ячеек, позаботился о личинках и привел все в порядок. Что может быть поразительнее этих совершенно достоверных фактов? Если бы мы не знали никаких других муравьев-рабовладельцев, то было бы совершенно безнадежным обсуждать, каким образом мог развиться столь удивительный инстинкт.

Другой вид, F. sanguinea, равным образом стал впервые известен как рабовладелец благодаря П. Уберу. Этот вид встречается в южных частях Англии, и его образ жизни был изучен м-ром Ф. Смитом (F. Smith) из Британского музея, которому я обязан этими и другими сведениями. Вполне доверяя показаниям Убера и Смита, я все-таки скептически отнесся к данному случаю, так как каждому, понятно, можно извинить сомнение в существовании этого столь необычайного инстинкта. Поэтому я сообщу здесь сделанные мною наблюдения несколько подробнее. Я вскрыл 14 гнезд F. sanguinea и во всех нашел небольшое количество рабов. Самцы и фертильные самки обращенного в рабство вида (F. fusca) были найдены только в их собственных муравейниках и никогда не наблюдались в гнездах F. sanguinea. Рабы черные и размерами не более половины своих красных хозяев, так что разница в наружном виде тех и других очень велика. Если муравейник потревожен лишь в слабой степени, то рабы иногда выбегают и, подобно своим хозяевам, весьма возбуждены и защищают гнездо; если же муравейник поврежден очень сильно, так что личинки куколки оказываются снаружи, рабы вместе с хозяевами энергично трудятся над тем, чтобы перенести их в безопасное место. Отсюда ясно, что рабы чувствуют себя совершенно как дома. Три года подряд, в течение июня и июля, я по многу часов наблюдал разные гнезда в Серрее и Суссексе и никогда не видал раба входящим в гнездо или выходящим из него. Так как в течение этих месяцев рабы были очень немногочисленны, то я думал, что они могут иначе вести себя, когда их бывает много; но м-р Смит сообщает мне, что в течение мая, июня и августа как в Серрее, так и в Гемпшире он наблюдал гнезда в разные часы дня и никогда не видел, чтобы рабы входили в гнезда или выходили из них, хотя в августе они весьма многочисленны. Вследствие этого он рассматривает их как исключительно домашних рабов. Напротив, можно постоянно видеть, как хозяева приносят материал для гнезда и разнообразный корм. Однако в июле 1860 г. я наткнулся на сообщество с необычайно большим количеством рабов и наблюдал несколько из них выходящими из гнезда вместе с хозяевами и направляющимися по одной дороге к высокой, находившейся на расстоянии 25 ярдов шотландской сосне, по которой они вместе взбирались, вероятно, в поисках тлей или божьих коровок.

По Уберу, который имел исключительные возможности для наблюдения, в Швейцарии рабы работают обычно вместе с хозяевами при постройке гнезда, но они лишь открывают и закрывают входные отверстия по утрам и вечерам; их главную обязанность, по решительному утверждению Убера, составляют поиски тлей. Разница в образе жизни хозяев и рабов в двух странах, вероятно, зависит просто от того, что рабы в Швейцарии ловятся в большем количестве, нежели в Англии.

Однажды мне посчастливилось наблюдать переселение F. sanguinea из одного муравейника в другой, причем чрезвычайно интересно было видеть, как хозяева заботливо переносили в челюстях рабов, вместо того чтобы быть переносимыми ими, как у F. rufescens. На другой день мое внимание было привлечено двумя десятками рабовладельцев, бегавших по одному и тому же месту, очевидно, не в поисках корма; они нападали на независимую колонию вида, поставляющего рабов (F. fusca), но их энергично прогоняли, при этом иногда сразу три особи последнего вида цеплялись за ножки рабовладельца F. sanguinea. Последний безжалостно убивал своих маленьких противников и переносил их трупы на корм в свое гнездо на расстояние 29 ярдов; но им не удалось завладеть ни одной куколкой для воспитания рабов. Тогда я достал небольшое количество куколок F. fusca из другого муравейника и положил их на площадку близ места сражения; тираны жадно набросились и схватили их, вероятно, вообразив, что остались победителями в последнем сражении.

В то же самое время я положил на то же место несколько куколок другого вида, F. flava, вместе с несколькими особями этого маленького желтого муравья, еще прицепившимися к обломкам своего гнезда. Этот вид иногда, хотя и редко, также обращается в рабство, как это описано м-ром Смитом. Несмотря на свою незначительную величину, желтые муравьи отличаются отвагой, и я видел, как они ожесточенно нападают на других муравьев. Однажды я нашел, к своему удивлению, независимую колонию F. flava под камнем внизу гнезда рабовладельческого вида F. sanguinea, и когда я случайно тронул оба гнезда, маленькие муравьи с удивительной смелостью напали на своих крупных соседей. Теперь мне было интересно убедиться, могут ли F. sanguinea отличить куколки F. fusca, обычно обращаемые ими в рабство, от куколок маленького и свирепого F. flava, которого они порабощают лишь изредка, и было очевидно, что они различили их сразу; мы видели, что они энергично и быстро захватили куколок F. fusca, но были очень испуганы, когда наталкивались на куколок или даже на кусочки земли от гнезда F. flava, и поспешно убегали прочь; однако приблизительно через четверть часа, немного спустя после того, как все желтые муравьи удалились, они набрались храбрости и завладели куколками.

Однажды вечером я посетил другое сообщество F. sanguinea и нашел, что большое количество этих муравьев возвращалось домой и входило в муравейник, неся с собой трупы F. fusca (это указывало, что мною наблюдалось не переселение) и многочисленные куколки. Я проследил длинную цепь муравьев, нагруженных добычей, почти на протяжении 40 ярдов, до густых зарослей вереска, откуда, как я увидел, вышел последний муравей F. sanguinea, несший куколку; но мне не удалось найти в густом вереске опустошенного гнезда. Однако оно должно было быть совсем близко, потому что две или три особи F. fusca в большом волнении бегали около, и одна из них, с собственной куколкой во рту, неподвижно стояла на верхушке ветки вереска, олицетворяя собою отчаяние при виде разоренного гнезда.

Таковы относящиеся к этому удивительному рабовладельческому инстинкту факты, которые не нуждались, впрочем, в подтверждении с моей стороны. Обратите внимание на то, какой контраст представляют собой инстинктивные повадки F. sanguinea сравнительно с повадками континентального F. rufescens. Последний сам не строит гнезда, не переселяется, не собирает корма ни для себя, ни для молоди и не может даже самостоятельно есть; он абсолютно зависит от своих многочисленных рабов. F. sanguinea, с другой стороны, имеет гораздо меньше рабов, а в самом начале лета даже крайне мало; хозяева сами определяют, когда и где должно быть построено новое жилище, и во время переселений переносят своих рабов. Как в Швейцарии, так и в Англии на рабах, как кажется, лежат исключительно заботы о личинках, хозяева же сами совершают экспедиции для захвата рабов. В Швейцарии рабы и хозяева работают вместе, собирая и принося материалы для гнезда; и те, и другие, но предпочтительно рабы, пасут и доят, если можно так выразиться, своих тлей; и те, и другие собирают корм для общины. В Англии обычно лишь хозяева выходят из гнезда для сбора строительного материала и корма как для себя, так и для рабов и личинок. Таким образом, хозяева в Англии получают от своих рабов гораздо менее услуг, нежели в Швейцарии.

Я не буду строить догадок относительно того, через какие шаги прошло развитие инстинкта F. sanguinea. Но так как муравьи, не имеющие рабовладельческого инстинкта, как я наблюдал, захватывают куколок другого вида, если последние лежат близ их гнезда, то, возможно, что такие куколки, сначала захваченные для корма, могли закончить развитие, а неумышленно выкормленные таким образом плененные муравьи следовали своим собственным инстинктам и выполняли ту работу, на какую они способны. Если их присутствие было полезно для захватившего их вида, если для него было выгоднее захватывать рабочих, нежели порождать их, привычка собирать куколок, сначала для корма, могла посредством естественного отбора усилиться и сделаться постоянной для воспитания рабов с разными целями. Естественный отбор может усилить и модифицировать однажды приобретенный инстинкт, развитый даже в гораздо меньшей степени, нежели у нашего британского F. sanguinea, который, как мы видели, получает от своих рабов меньшее количество услуг, нежели тот же самый вид в Швейцарии; при этом предполагается, что каждая модификация инстинкта полезна для вида, и процесс длится до тех пор, пока не получится муравей, настолько постыдно зависящий от своих рабов, как F. rufescens.

Строительный инстинкт медоносной пчелы. Я не буду обсуждать здесь этот вопрос во всех подробностях, но сообщу только в общих чертах заключения, к которым я пришел. Только человек ограниченный может рассматривать удивительное строение сота, столь прекрасно приноровленного к своему назначению, не приходя в крайнее изумление. По свидетельству математиков, пчёлы на практике решили трудную задачу устроить ячейки надлежащего объема для помещения в них возможно большего количества мёда при затрате на их устройство возможно меньшего коли-

чества драгоценного воска. Было замечено, что даже для искусного рабочего, снабженного необходимыми инструментами и мерками, было бы очень трудно сделать восковые ячейки надлежащей формы, тогда как это осуществляется массою пчёл, работающих в темном улье. Можно как угодно относиться к инстинктам, но кажется на первый взгляд совершенно непонятным, как пчёлы могут вывести все необходимые углы и стороны или узнавать, что все сделано правильно. Однако трудность не так уж велика, как вначале кажется; я думаю, можно доказать, что вся эта прекрасная работа определяется несколькими простыми инстинктами.

На исследование этого вопроса меня натолкнул м-р Уотерхаус, который показал, что форма ячейки находится в тесной зависимости от присутствия соседних ячеек, и потому высказываемый ниже взгляд, может быть, следует рассматривать только как модификацию его теории. Исходя из великого принципа градации, посмотрим, не откроет ли нам сама природа метод своей работы. На одном конце короткого ряда мы имеем шмелей, пользующихся для сбережения мёда своими старыми коконами, к которым они иногда приделывают короткие восковые трубочки, иногда же устраивают отдельные, крайне неправильные округлые восковые ячейки. На другом конце ряда находятся ячейки медоносной пчелы, расположенные в два слоя; каждая ячейка, как хорошо известно, представляет собой шестигранную призму, у которой нижние края шести граней срезаны так, что образуется вывернутая пирамида из трех ромбов. Эти ромбы имеют определенные углы, и три ромба, образующие пирамидообразное основание отдельной ячейки на одной стороне сота, входят в состав оснований трех прилежащих ячеек противоположной стороны. В этом ряде, между крайне совершенными ячейками медоносной пчелы и простыми ячейками шмелей, находятся ячейки мексиканской Melipona domestica, тщательно описанные и изображенные Пьером Убером. Сама Melipona по своему строению занимает промежуточное место между пчелой и шмелем, но стоит ближе к последнему; она строит почти правильный восковой сот из цилиндрических ячеек, в которых вылупляются ее личинки, и, кроме того, несколько крупных восковых ячеек для сохранения мёда. Последние почти сферической формы, приблизительно равной величины и собраны в неправильную массу. Особенно следует обратить внимание на то обстоятельство, что эти ячейки строятся так близко друг к другу, что если бы шары были полными, они или пересекали бы друг друга, или одна вдавливалась бы в другую, чего, однако, никогда не бывает, так как в тех местах, где шары должны были бы пересекаться, пчёлы устраивают между ними совершенно плоские восковые стенки. Вследствие этого каждая ячейка состоит из наружной сферической части и двух, трех или более плоских поверхностей, смотря по тому, прилегает ли ячейка к двум, трем или большему числу других ячеек. Когда одна ячейка упирается в три другие, что, при приблизительно одинаковых размерах ячеек, бывает по необходимости часто, три плоские поверхности, сходясь, образуют пирамиду, которая, как замечает Убер, представляет собою грубое подобие трехстороннего пирамидального основания ячейки медоносной пчелы. Точно так же, как в случае с ячейками медоносной пчелы, три плоские

поверхности одной ячейки и здесь обязательно входят в состав трех прилежащих ячеек. Очевидно, что при таком способе постройки Melipona сберегает воск и, что еще важнее, труд, потому что плоские стенки между соседними ячейками не двойной, но той же самой толщины, что и наружные сферические части, и каждая плоская стенка образует структурный элемент двух ячеек.

Размышляя над этим, я пришел к заключению, что если бы Melipona устраивала свои сферические ячейки на определенном расстоянии одна от другой, делала их одинакового размера и располагала симметрично в два слоя, то законченная постройка была бы настолько же совершенна, как и пчелиный сот. На этом основании я написал проф. Миллеру (Miller) в Кембридже, и этот геометр любезно проверил нижеследующие соображения, сделанные на основании его указаний, и нашел, что они совершенно правильны.

Опишем некоторое число равных сферических поверхностей, центры которых расположены двумя параллельными слоями; пусть центр каждой сферы находится на расстоянии радиуса x $\sqrt{2}$, или радиуса x1.41421 (или на еще меньшем расстоянии), от центров шести окружающих сфер того же самого слоя и на том же самом расстоянии от центров прилежащих сфер другого параллельного слоя; тогда, построив плоскости пересечения обоих слоев, мы получим двойной ряд шестигранных призм, соединенных пирамидальными основаниями, образованными каждое тремя ромбами; и все углы как ромбов, так и сторон шестигранных призм по самым тщательным измерениям будут соответственно тождественны с углами ячеек пчелиного сота. [6]Но я знаю от проф. Уаймана (Wyman), который сделал множество тщательных измерений, что точность пчелиной работы весьма преувеличена, так как какова бы ни была типичная форма ячейки, она очень редко бывает осуществлена, если только это вообще бывает.[6]

Отсюда мы можем с уверенностью заключить, что если бы явилась возможность хотя немного модифицировать свойственные Melipona инстинкты, сами по себе не столь уж удивительные, то это насекомое возводило бы постройку столь же замечательно совершенную, как и постройка медоносной пчелы. Предположим, что Melipona имеет способность устраивать правильной формы сферические ячейки одинаковой величины, что даже не было бы большой неожиданностью, так как до некоторой степени она уже выполняет это, а многие другие насекомые устраивают правильной формы цилиндрические ходы в дереве, вероятно, вращаясь вокруг неподвижной точки. [7]Предположим далее, что Melipona располагает свои ячейки горизонтальными слоями, как она уже поступает со своими цилиндрическими ячейками; наконец, предположим, в чем и заключается наибольшая трудность, что насекомое в состоянии до некоторой степени точно судить о том, на каком расстоянии становиться от соседей-рабочих, когда несколько особей строят свои ячейки рядом; но ведь она уже настолько далеко ушла в способности судить о расстоянии, что всегда описывает свои сферические поверхности так, что они должны пересекаться на известном протяжении, и, кроме того, соединяет пункты пересечения совершенно плоскими поверхностями.[7] Я думаю, что такой модификацией инстинктов, нисколько

не удивительных в их настоящем виде и едва ли более удивительных, чем те, которые заставляют птицу строить гнездо, медоносная пчела и приобрела посредством естественного отбора свои неподражаемые строительные способности.

Но эту теорию можно тестировать опытом. Следуя примеру м-ра Тегетмейера (Tegetmeier), я разделил два сота и вставил между ними длинную толстую прямоугольную полоску воска; пчёлы начали немедленно выкапывать в ней маленькие круглые ямочки и по мере того, как углубляли их, вместе с тем и расширяли, пока они не превратились в неглубокие ямки, казавшиеся глазу частями правильных сфер с диаметром, приблизительно равным диаметру ячейки. Особенно интересно было, что когда несколько пчёл начинали рыть свои ямки поблизости друг от друга, то они начинали работать на таком расстоянии, что со временем ямки приобретали вышеуказанную ширину (т. е. приблизительно ширину обычной ячейки), при глубине около одной шестой диаметра той сферы, часть которой они составляли; при этом края ямок пересекались и переходили один в другой. Как только это осуществлялось, пчёлы переставали углублять ямки и принимались за постройку плоских стенок из воска по линиям пересечения ямок; таким образом, каждая шестигранная призма устраивалась на зубчатом крае неглубокой ямки, а не на прямых краях трехгранной пирамиды, как это бывает при постройке обычных ячеек.

После этого я поместил в улей вместо толстого прямоугольного куска воска тонкую узкую полоску с острым краем, окрашенную киноварью. Пчёлы сейчас же принялись рыть в ней с обеих сторон маленькие ямки, одна около другой, как и прежде; но воск был так тонок, что основания ямок противоположных сторон, если бы они были углублены в той же степени, как в предыдущем опыте, должны были прорваться навстречу друг другу. Пчёлы, однако, не допустили этого и вовремя прекратили рытье ямок, сделав у них, как только они были несколько углублены, плоское дно; и это плоское дно, образованное тонкой пластинкой красного воска, оставшегося непрогрызенным, насколько можно было судить, приходилось как раз на место воображаемого пересечения углублений противоположных сторон восковой пластинки. Между противолежащими углублениями местами оставались небольшие участки, местами — большие части ромбических пластинок, но вследствие неестественных условий работа была сделана нечисто. Для того чтобы, прекращая работу в местах пересечения, получить между углублениями плоские стенки, пчёлы должны были работать, выгрызая и углубляя ямки на обеих сторонах красного воска почти с одинаковой скоростью.

Принимая во внимание гибкость тонкой пластинки воска, я не вижу трудности в том, что пчёлы, даже работая на обеих сторонах пластинки, могут узнать, когда они прогрызли ее до надлежащих пределов, чтобы затем остановить работу. Мне кажется, что в случае с обычным сотом пчёлы не всегда работают с совершенно одинаковой скоростью на обеих сторонах; по крайней мере, я замечал при основании только что начатой ячейки полуоконченные ромбы, которые были несколько вогнуты на одной стороне, где, я думаю, углубление производилось быстрее, и выпуклы на другой,

где пчёлы работали медленнее. В одном весьма интересном случае я положил сот назад в улей, дав пчёлам поработать над ним еще короткое время, потом снова исследовал ячейку и нашел, что ромбическая пластинка была окончена и стала *совершенно плоской*; принимая во внимание, что эта маленькая пластинка была крайне тонка, совершенно невозможно допустить, что пчёлы сделали ее плоской, выгрызши выпуклую сторону; я подозреваю, что в таких случаях они становятся на противоположных сторонах, толкают и давят мягкий согретый воск (каким, я убедился, он легко делается) в надлежащем промежуточном месте и таким образом уплощают его.

Из опыта с пластинкой окрашенного кармином воска можно видеть, что если бы пчёлы сами выстроили себе тонкую восковую стенку, они могли бы сделать ячейки надлежащей формы, поместившись на соответствующем расстоянии одна от другой, работая с одной и той же скоростью и стараясь устроить одинаковые сферические углубления, но не давая сферическим поверхностям вдаваться друг в друга. Рассматривая край строящегося сота, можно ясно видеть, что пчёлы делают по окружности сота толстый ободок, или валик, и затем выгрызают его с противоположных сторон, работая всегда кругами и углубляя каждую ячейку. Они не сразу делают трехсторонне-пирамидальное основание ячейки, а то одну, то две ромбические пластинки, смотря по тому, одна или две из них приходятся на самый край строящегося сота, и никогда не заканчивают верхних краев ромбических пластинок, прежде чем начнется устройство шестигранных стенок. Некоторые из этих наблюдений разнятся от наблюдений заслуженно прославленного Убера старшего, но я убежден в их точности, и если бы позволяло место, мог бы доказать, что они согласуются с моей теорией.

Утверждение Убера, что самая первая ячейка вырывается в небольшой пластинке воска с параллельными сторонами, насколько я могу судить, не совсем точно; начало сота всегда представлено восковым колпачком; но я не стану входить здесь в подробности. Мы видели, какую важную роль в устройстве ячеек играет производство углублений; но было бы большой ошибкой предполагать, что пчёлы не могут производить постройки на неровном краю сота надлежащим образом, т. е. устраивая перегородки по плоскостям пересечения соседних сфер. У меня есть несколько образчиков, несомненно доказывающих, что они могут это сделать. Даже в грубо сделанном восковом ободке или восковой стенке вокруг строящегося сота иногда можно видеть изгибы, по положению соответствующие плоскостям основных ромбических пластинок будущих ячеек. Но постройка в толстой восковой стенке во всяком случае заканчивается при помощи сильного выгрызания воска с той и другой стороны. Выбранный пчёлами способ постройки весьма любопытен; они всегда устраивают первую стенку в ее грубом виде в 10—20 раз толще, чем крайне тонкая, совершенно законченная стенка ячейки, которая в конце концов остается. Нам станет понятно, каким образом они работают, если мы предположим, что каменщики сначала делают толстую стену из цемента, а затем начинают обивать ее с обеих сторон у основания, пока в середине не останется очень тонкая

ровная стенка; при этом каменщики постоянно собирают обитый цемент и прибавляют новый по верхнему краю стены. Таким образом, образуется тонкая стенка, постепенно растущая в высоту, но всегда увенчанная гигантским карнизом. Так как все ячейки, как только что начатые, так и совершенно оконченные, покрыты большой массой воска, пчёлы могут собираться в кучки и ползать по соту, не боясь повредить тонких стенок призм. Эти стенки, согласно вычислению, любезно сделанному для меня проф. Миллером, весьма колеблются по своей толщине; в среднем из 12 измерений, сделанных вблизи края сота, их толщина здесь 1/352 дюйма, тогда как основные ромбоидальные пластинки толще (ближе к пропорции три к двум), так как средняя толщина их, выведенная из 21 измерения, около 1/229 дюйма. Благодаря своеобразному способу постройки прочность сота постоянно поддерживается, при соблюдении крайней степени экономии в воске.

На первый взгляд кажется, что факт совместной работы множества пчел увеличивает трудность понимания того, как строятся ячейки; пчела, поработавши короткое время над одной ячейкой, переходит на другую, так что, как говорит Убер, два десятка особей работают даже над началом первой ячейки. Мне удалось на практике доказать это, покрывая края шестигранных стенок единственной ячейки или наружный край воскового ободка строящегося сота очень тонким слоем плавленного, окрашенного киноварью воска; в таком случае я неизменно обнаруживал, что эта окраска весьма равномерно распределялась пчелами по всему соту, так равномерно, как мог бы это сделать художник своей кистью, вследствие того, что частицы окрашенного воска были взяты с места, где они были нанесены и рассеяны по краям всех строящихся ячеек. Вся постройка представляет своего рода равновесие усилиям множества пчел, которые инстинктивно становятся на равных расстояниях друг от друга и стараются сделать одинаковые сферические поверхности, либо надстраивая, либо оставляя невыгрызенными плоскости пересечения этих сфер. Поистине интересно наблюдать, как в затруднительных случаях, например при встрече двух сотов под тем или другим углом, пчёлы должны по нескольку раз разрушать и самым различным образом перестраивать одну и ту же ячейку, иногда возвращаясь к той же форме, которая сначала была оставлена.

Когда у пчел есть место, где они могут поместиться надлежащим образом для работы, например кусок дерева прямо под серединой строящегося вниз сота, так что сот должен быть выстроен с одной стороны этого куска, то в таком случае пчелы могут заложить основание одной стенки новой шестигранной ячейки именно там, где нужно и за пределами других оконченных ячей. Достаточно, чтобы пчёлы могли занять необходимое положение как относительно друг друга, так и относительно стенок последних оконченных ячеек, и тогда, описывая воображаемые сферы, они могут строить промежуточные между двумя соседними сферами стенки; но, сколько мне довелось наблюдать, они никогда не выгрызают и не заканчивают углов ячейки, пока не встроена бо́льшая часть как этой, так и соседних ячеек. Эта способность пчёл закладывать при известных условиях

необработанные перегородки на надлежащих местах между двумя только что начатыми ячейками имеет для нас очень большое значение, так как благодаря этому возможно объяснение одного факта, который на первый взгляд кажется опровергающим высказанную теорию, а именно присутствие иногда на наружном крае осиного сота строго шестигранных ячеек; но я не могу здесь останавливаться на этом вопросе.[8] Равным образом не представляет, мне кажется, большой трудности и одиночное насекомое (например, оса-матка), устраивающее шестигранные ячейки, если оно работало попеременно то внутри, то снаружи двух или трех одновременно начатых ячеек, постоянно находясь на надлежащем относительном расстоянии от частей ячеек, только начатых, описывая сферы или цилиндры и выстраивая промежуточные плоскости.[8]

Так как естественный отбор действует исключительно путем накопления слабых модификаций в строении или инстинкте, из коих каждое полезно особи при известных условиях ее существования, то можно с полным основанием спросить, в чем заключалась для предков медоносной пчелы выгода от длинного и последовательного ряда модифицированных строительных инстинктов, целиком направленных к ее настоящему совершенному способу постройки? Я думаю, что ответить на это нетрудно: ячейки, построенные сходно с ячейками пчёл или ос, выигрывали в прочности и вместе с тем экономили много труда и места, а также материала, из которого были построены. Что касается образования воска, то мы знаем, что пчёлы часто очень нуждаются в достаточном количестве нектара, и м-р Тегетмейер сообщает мне, что, как установлено опытом, пчелиный улей употребляет от 12 до 15 фунтов сухого сахара для выделения одного фунта воска; отсюда следует, что для выделения воска, необходимого на постройку своих сотов, пчёлы должны собрать и потребить огромное количество жидкого нектара. Кроме того, во время процесса выделения воска многие пчёлы остаются бездеятельными по целым дням. Но для поддержания большой пчелиной семьи в течение зимы необходим большой запас мёда, обеспечение же существования улья зависит, как известно, преимущественно от возможно большего количества пчёл. Отсюда, экономия воска и сбережение вследствие этого большого количества мёда и времени, употребляемого на собирание мёда, должно представлять собою существенный элемент преуспеяния какой-либо пчелиной семьи. Конечно, успех в жизни вида может зависеть от числа его врагов, паразитов и совершенно особых причин и в таком смысле не зависеть от количества мёда, которое может быть собрано пчёлами. Но допустим, что последнее обстоятельство определяло, как, вероятно, часто и определяло на самом деле, могла ли пчела, родственная нашему шмелю, существовать в стране в большом количестве; допустим далее, что сообщество просуществовало зиму и, следовательно, нуждалось в запасе мёда; в таком случае не может быть сомнения, что для нашего воображаемого шмеля было бы полезно, если бы незначительная модификация в его инстинктах была направлена на устройство восковых ячеек настолько близко друг к другу, чтобы они несколько пересекались; действительно, стенка, общая даже двум рядом лежащим ячейкам, может сэкономить некоторое количество труда и воска. На этом

основании для наших шмелей беспрестанно нарастало бы преимущество, если бы они делали свои ячейки все более и более правильными, близко друг к другу и собирали их в массы, подобно ячейкам Melipona; ибо в таком случае бо́льшая часть ограничивающей поверхности каждой ячейки служила бы вместе с тем границей соседних ячеек, и тем самым сохранялось бы много труда и воска. И опять-таки, на том же самом основании, для Melipona было бы выгодно устраивать ячейки ближе друг к другу и вообще правильнее, нежели она делает теперь, потому что в таком случае, как мы видели, сферические поверхности могли бы совсем исчезнуть, уступив место плоским поверхностям, и Melipona могла бы выстроить настолько же совершенный сот, как тот, который строит наша пчела. Далее этой степени совершенства в архитектуре естественный отбор не мог вести, потому что сот медоносной пчелы, насколько мы в состоянии судить, абсолютно совершенный с точки зрения экономии труда и воска.

Таким образом, как я полагаю, самый удивительный из всех известных инстинктов — строительный инстинкт пчелы — может быть объяснен естественным отбором, использовавшим преимущество, которое доставляют многочисленные последовательные слабые модификации простых инстинктов; естественный отбор слабыми ступенями все более совершенно направлял пчелу к тому, чтобы очерчивать равные сферические поверхности на известном расстоянии друг от друга, располагать их в два слоя, выстраивать восковые стенки и углублять воск по плоскостям пересечения сфер; пчёлы, конечно. не сознают, что они располагают сферы на определенном расстоянии одна от другой, как и не знают, что такое углы шестигранных призм и их основные ромбические пластинки; движущей силой процесса естественного отбора является постройка для личинок ячеек, которые при возможно большей экономии труда и воска обладали бы достаточной прочностью, необходимой величиной и формой; поэтому та особая семья, которая устраивает наилучшие ячейки с наименьшей затратой труда и теряет наименьшее количество мёда на выделение воска, наилучшим образом преуспевала и передала свои вновь приобретенные инстинкты бережливости новым семьям, у которых в свою очередь будет наибольшая вероятность успеха в борьбе за существование.

Возражения против теории естественного отбора в ее приложении к инстинктам; бесполые и стерильные насекомые

[9]Против вышеизложенного взгляда на происхождение инстинктов возражали, будто «вариации в строении и инстинкте должны возникать одновременно и точно соответствовать друг другу, так как модификация в одном направлении без немедленных соответствующих изменений в другом направлении была бы роковой». Сила этого возражения покоится всецело на допущении, что изменения инстинктов и строения наступают резко. Возьмем для примера приведенный в предыдущей главе случай с большой синицей (Parus major); эта птица, сидя на ветви, часто зажимает

семена тисса между ногами и до тех пор долбит их своим клювом, пока не доберется до ядрышка. Но какая же особая трудность может представиться к тому, чтобы естественный отбор сохранял все слабые индивидуальные вариации в форме клюва, которые все лучше и лучше адаптировали его к расклевыванию семян, пока не образовался клюв, столь же хорошо пригодный для этой цели, как клюв поползня, и чтобы в то же самое время привычка, необходимость или спонтанная вариация вкуса делали птицу все более и более зерноядной? В этом случае мы допускаем, что клюв слабо модифицируется путем естественного отбора, а не только вслед за постепенной сменой привычек или вкуса, но и в соответствии с ними, но пусть ноги синицы также изменяются и увеличиваются в размерах вследствие корреляции с клювом или от какой-нибудь другой неизвестной причины; в таком случае будет ли довольно вероятным, что более крупные ноги позволят птице лазить все более и более, пока она не приобретет замечальный инстинкт и способность к лазанию поползня. В этом случае предполагается, что градуальное изменение строения ведет к изменению инстинктивных повадок. Возьмем еще пример: немногие инстинкты более замечательны, чем инстинкт, заставляющий стрижа Ост-Индских островов строить свое гнездо исключительно из сгущенной слюны. Некоторые птицы строят гнезда из ила, как предполагают, смоченного слюной, а один из североамериканских стрижей (как я сам видел) строит гнездо из хворостинок, склеенных слюной, и даже из комочков последнего вещества. Можно ли поэтому считать очень невероятным, что естественный отбор особей из числа стрижей, выделяющих все более и более слюны, мог в конце концов произвести вид с инстинктами, заставляющими его пренебрегать другими материалами и строить свое гнездо исключительно из сгущенной слюны? Так и в других случаях. Однако надо признать, что во многих случаях мы не можем решить, с чего началось изменение, с инстинкта или строения.[9]

Многие, особенно трудно поддающиеся объяснению инстинкты могут быть несомненно выставлены против теории естественного отбора: случаи, когда мы не можем установить, как мог возникнуть инстинкт; случаи, когда неизвестны переходные градации инстинкта; случаи инстинктов столь ничтожного значения, что на них едва ли мог воздействовать естественный отбор; случаи, когда инстинкты почти тождественны у животных, столь далеких друг от друга в системе природы, что мы не можем объяснить сходства этих инстинктов унаследованием их от общего предка, и, следовательно, должны признать, что они были приобретены независимо посредством естественного отбора. Я не стану останавливаться здесь на этих различных случаях и ограничусь разбором одной особой трудности, которая сначала казалась мне непреодолимой и действительно роковой для всей теории. Я имею в виду бесполых, или стерильных, самок в сообществах насекомых, ибо эти бесполые особи нередко очень сильно отличаются по инстинкту и строению как от самцов, так и фертильных самок и, будучи стерильными, не могут производить себе подобных.

Этот вопрос заслуживает разностороннего обсуждения, но я возьму только один случай — рабочих, или стерильных, муравьев. Как рабочие

сделались стерильными, представляет, конечно, трудность, но не бо́льшую, чем и всякая другая поразительно резкая модификация в строении, так как можно доказать, что некоторые насекомые и другие членистые животные иногда в естественных условиях становятся стерильными; а если такие насекомые принадлежат к числу «социальных» и для сообщества выгодно ежегодное рождение некоторого количества особей, способных к работе, но неспособных к размножению, то я не вижу никакой трудности в том, что эта стерильность вызвана действием естественного отбора. Но на этом первоначальном затруднении можно не останавливаться. Бо́льшая трудность заключается в том, что рабочие муравьи сильно отличаются как от самцов, так и от самок по строению — по форме груди, по отсутствию крыльев, а иногда и глаз, и по инстинкту. Что касается инстинкта, то удивительное различие, существующее в этом отношении между рабочими и нормальными самками, лучше всего может быть прослежено на медоносных пчёлах. Если бы рабочий муравей или другое бесполое насекомое было обычным животным, я без колебания мог бы признать, что все его признаки были приобретены медленно посредством естественного отбора; именно сначала могли родиться особи со слабыми полезными модификациями, которые они передали по наследству своим потомкам, последние опять-таки варьировали и отбирались в свою очередь, и так далее. Но рабочий муравей весьма сильно отличается от своих родителей и совершенно стерилен; поэтому приобретенные модификации в строении или инстинкте он никогда не мог последовательно передавать своему потомству. Можно с полным правом спросить, каким образом возможно примирить этот случай с теорией естественного отбора?

Вспомним прежде всего, что организмы как в условиях доместикации, так и в естественных условиях представляют бесчисленные случаи самых разнообразных различий в наследственных чертах строения, связанных с возрастом и полом. Некоторые различия связаны не только с полом, но и с коротким периодом активности половой системы, как например брачные наряды многих птиц или искривленные челюсти самца лосося. Имеются даже слабые различия в строении рогов разных пород рогатого скота, связанные с искусственно вызванной половой недостаточностью самцов: так, рога волов одной породы длиннее, чем у другой, и относительно длиннее рогов у быков и коров той же самой породы. Поэтому я не могу видеть большой трудности в том, что какой-нибудь признак оказался коррелятивно связанным со стерильностью некоторых членов колонии насекомых; трудность заключается в понимании того, как такие коррелятивные модификации в строении могли медленно накопляться путем естественного отбора.

Однако эта трудность, хотя и кажется непреодолимой, уменьшается и, по моему мнению, даже совершенно исчезает, если вспомнить, что отбор может быть применен к семье, так же как и к отдельной особи, и привести к желательной цели. Заводчики крупного рогатого скота желают, чтобы мясо и жир были соединены известным образом, и хотя животное, обладающее этими свойствами, идет на бойню, однако животновод уверенно продолжает разводить ту же породу, и это ему удается. Силе отбора нужно до-

верять настолько, что порода рогатого скота, всегда производящая волов с очень длинными рогами, вероятно, могла быть выведена при тщательном соблюдении того, чтобы при спаривании соединялись волы с наиболее длинными рогами, хотя сам вол не может передавать другим свои качества.[10] Но в этом отношении можно привести еще лучший и более убедительный пример: согласно данным г-на Верло (Verlot), некоторые разновидности махрового однолетнего левкоя, который в течение долгого времени тщательно отбирали до надлежащего совершенства, всегда дают относительно большое количество сеянцев, приносящих махровые и совершенно стерильные цветки, но равным образом производят и некоторое количество простых плодоносящих растений. Эти последние, которыми только разновидность и может размножаться, можно сравнить с фертильными самцами и самками муравьев, стерильные же махровые растения соответствуют стерильным особям того же сообщества.[10] Как и у разновидностей левкоя, у «социальных» насекомых отбор, направленный к достижению полезной цели, применялся к семье, а не к отдельной особи. Отсюда мы должны заключить, что слабые модификации в строении и в инстинкте, стоящие в связи со стерильностью некоторых членов сообщества, оказались полезными: фертильные самки и самцы благодаря этому процветали и в свою очередь передали своим размножающимся потомкам наклонность производить стерильных особей с теми же модификациями. Этот процесс должен был повторяться много раз, прежде чем образовалось это удивительное различие между фертильными и стерильными самками одного и того же вида, которое мы наблюдаем у многих «социальных» насекомых.

Но мы еще не дошли до кульминационной точки разбираемого затруднения. Стерильные особи некоторых муравьев отличаются не только от фертильных особей, но разнятся и между собой, иногда почти в невероятной степени, делясь на две и даже три касты. К тому же эти касты не переходят постепенно одна в другую, но разграничены весьма резко и настолько же отличаются друг от друга, насколько отличаются два вида одного рода или даже два рода одного семейства. Так, у Eciton имеются стерильные рабочие и солдаты с весьма различными челюстями и инстинктами; у Cryptocerus рабочие одной касты имеют на голове своеобразный щит, употребление которого совершенно неизвестно; у мексиканского Myrmecocystus рабочие одной касты никогда не оставляют гнезда, их кормят рабочие другой касты; они имеют ненормально развитое брюшко и выделяют особый вид мёда, играющего ту же роль, что и секрет, выделяемый тлями (или домашним скотом, как их можно назвать), которых пасут и держат в неволе наши европейские муравьи.

Пожалуй, можно подумать, что я проявляю преувеличенное доверие к принципу естественного отбора, раз я не допускаю, что столь удивительные и прочно обоснованные факты не разрушают сразу мою теорию. В более простом случае, когда все стерильные насекомые принадлежат к одной касте, которая приобрела отличие, как я думаю, от фертильных особей путем естественного отбора, можно заключить, по аналогии с обычными вариациями, что последовательные слабые благоприятные модификации не возникли сразу у всех бесполых особей одного муравейника, но сна-

чала появились у немногих особей, а путем выживания сообществ с самками, которые производили наибольшее количество бесполых особей с полезными модификациями, все бесполые особи приобрели в конце концов эти признаки. Согласно этому взгляду, мы должны иногда находить в одном и том же гнезде бесполых насекомых, представляющих градации строения; и мы действительно находим их, и даже нередко, если принять во внимание, как немного бесполых насекомых подвергалось тщательному исследованию вне пределов Европы. М-р Ф. Смит показал, что бесполые особи разных британских муравьев резко отличаются друг от друга по величине и иногда по окраске и что крайние формы связываются друг с другом особями, взятыми из того же муравейника; я сам сравнивал полные градации такого рода. Иногда случается, что большие или меньшие в размерах рабочие являются наиболее многочисленными, особи же промежуточных размеров редки. У Formica flava есть крупные и мелкие рабочие с небольшим числом особей промежуточной величины, и у этого вида, по наблюдениям Ф. Смита, крупные рабочие имеют простые глазки (ocelli), которые хотя и невелики, но вполне различимы, тогда как у мелких рабочих они рудиментарны. На основании тщательного анатомического изучения нескольких особей этих рабочих я могу утверждать, что глаза мелких рабочих гораздо более рудиментарны, чем этого можно было бы ожидать на основании только их относительно более малого размера; и я вполне убежден, хотя не могу этого утверждать столь же решительно, что у рабочих промежуточной величины ocelli занимают как раз промежуточное место по своему развитию. Таким образом, в этом случае мы имеем в одном муравейнике две группы стерильных рабочих, различающихся не только по величине, но и по своим органам зрения и притом связанных друг с другом немногими особями, занимающими промежуточное положение. Я могу пойти еще далее и прибавить, что если бы рабочие меньшего размера были очень полезны для сообщества и отбор постоянно распространялся на тех самцов и самок, которые производили все большее и большее количество мелких рабочих, пока все рабочие не стали бы такими, то мы имели бы вид муравья с бесполыми особями, приблизительно сходными с теми, каких мы видим у Myrmica. У рабочих Myrmica нет даже рудиментарных ocelli, хотя у самцов и самок этого рода муравьев они хорошо развиты.

Приведу еще пример: будучи глубоко уверен в возможности находить иногда градации в существенных чертах строения между различными кастами бесполых форм того же вида, я с удовольствием воспользовался привезенными м-ром Смитом из Западной Африки многочисленными особями муравья-погонщика (Anomma), взятыми из одного гнезда. Быть может, читатель лучше представит себе различие между этими рабочими муравьями, если я вместо действительных размеров приведу для наглядности такое вполне точное сравнение: различие было таким, как если бы мы видели рабочих, строящих дом, из которых одни имеют в высоту пять футов четыре дюйма, другие же — 16 футов, и к тому же пришлось бы допустить, что у больших рабочих голова не в три, а в четыре раза более головы меньших, челюсти же в пять раз больше. Челюсти рабочих муравьев разных размеров удивительно разнообразны по своему виду, по форме и числу

зубцов. Но самый важный факт для нас — это то, что хотя рабочие могут быть сгруппированы в касты разных размеров, однако между ними существует ряд переходов, как существуют переходы и между их различными по своему строению челюстями. Я смело говорю о последнем, потому что сэр Дж. Лаббок (J. Lubbock) нарисовал для меня при помощи камеры-люциды челюсти, извлеченные мною у рабочих муравьев разных размеров. М-р Бейтс (Bates) в своей интересной книге «Naturalist on the Amazons» описал аналогичные случаи.

Имея перед собой такие факты, я не сомневаюсь, что естественный отбор путем воздействия на фертильных муравьев или родителей мог бы произвести такой вид, кторый систематически давал бы бесполых особей, причем все они были бы большой величины с челюстями одной формы, или все малой величины с весьма разнообразными челюстями, или, наконец, что представляет наибольшую трудность, одну группу рабочих одной величины и строения и одновременно другую — иной величины и строения; при этом сначала образовался бы последовательный ряд переходов, как это мы видим у муравья-погонщика, а потом появлялись бы все в большем и в большем числе крайние формы путем переживания родителей, которые их производят, пока особи промежуточного строения не перестали бы совсем появляться.

[11]Аналогичное объяснение было предложено м-ром Уоллесом для столь же сложного случая постоянного появления у некоторых малайских бабочек двух или даже трех различных форм самок и Фрицем Мюллером — для некоторых бразильских ракообразных с двумя весьма различными формами самцов. Но здесь нет надобности входить в обсуждение этих явлений.[11]

Таким образом, как я думаю, мне удалось объяснить происхождение удивительного факта существования в одном и том же муравейнике двух резко различных каст стерильных рабочих муравьев, которые сильно отличаются как друг от друга, так и от своих родителей. Насколько это полезно для муравьиных сообществ, можно понять, исходя из того же самого принципа разделения труда, который приносит такую большую пользу цивилизованному человеку. Однако муравьи работают при помощи унаследованных инстинктов и унаследованных органов или орудий, тогда как человек работает при помощи приобретенного знания и изготовленных инструментов.[12] Но я должен сознаться, что при всей моей вере в естественный отбор я никогда не предположил бы, что этот принцип мог быть эффективным в столь значительной степени, если бы меня не привел к этому заключению пример, представляемый бесполыми насекомыми. Поэтому я и остановился на этом вопросе несколько долее, хотя в общем и недостаточно подробно, для того чтобы показать силу естественного отбора, а также и потому, что этот случай представляет собой одну из самых серьезных особых трудностей для моей теории. Кроме того, этот случай очень интересен, так как доказывает, что у животного, как и у растения может быть вызвана любого размера модификация путем кумуляции многочисленных слабых спонтанных вариаций, лишь бы они были в каком-либо отношении полезны, и притом без всякого участия употребления

или привычки. Ибо своеобразные привычки насекомых, присущие рабочим, или стерильным, самкам, сколько бы времени они ни существовали, конечно, не могли бы воздействовать на самцов и фертильных самок, которые только и дают потомство. Меня удивляет, что до сих пор никто не воспользовался этим показательным примером бесполых насекомых против хорошо известного учения об унаследованной привычке, выдвинутого Ламарком.

Краткий обзор

Я попытался в этой главе кратко показать, что умственные способности у наших домашних животных варьируют и что вариации наследуются. Еще короче я старался доказать, что инстинкты слабо варьируют в естественных условиях. Никто не станет оспаривать, что инстинкты имеют огромное значение для каждого животного. Поэтому, учитывая перемены, которые претерпевают жизненные условия, нет никакой действительной трудности для естественного отбора в кумуляции до любого предела слабых модификаций инстинкта, если только они полезны в каком-либо направлении. Вероятно, во многих случаях играет роль также привычка и употребление и неупотребление органа. Я не претендую на то, чтобы приведенные в этой главе факты делали мою теорию более прочной в очень большой степени; но, насколько я могу судить, ни один из приведенных трудных случаев не опровергает ее. С другой стороны, многие факты склонны подкреплять теорию естественного отбора, а именно: инстинкты не всегда бывают вполне совершенными и могут вести к ошибкам; нельзя доказать образование ни одного инстинкта, полезного для других животных, хотя одни животные извлекают пользу из инстинктов других; естественноисторический закон «Natura non facit saltum» настолько же приложим к инстинктам, как и к строению организма, и вполне объясним на основании вышеизложенных взглядов, но необъясним никаким другим путем.

Эта теория подкрепляется и некоторыми другими фактами, касающимися инстинктов, в частности, тем обычным случаем, когда два близких, но различающихся вида, живущих в разных странах света и находящихся в совершенно различных условиях, часто сохраняют почти одни и те же инстинкты. Например, исходя из принципа наследственности, мы можем понять, почему дрозд тропических частей Южной Америки обмазывает свое гнездо глиной совершенно так же своеобразно, как это делает наш британский дрозд; почему птицы-носороги Африки и Индии обладают одним и тем же своеобразным инстинктом замуровывать своих самок в дуплах деревьев, оставляя в замазке только небольшое отверстие, через которое самец кормит самку и птенцов, когда последние выведутся; почему самцы крапивника (Troglodytes) из Северной Америки устраивают для отдыха так называемые «петушьи гнезда» совершенно так, как это делается нашим крапивником, но что представляет собою привычку, совершенно

несвойственную другим птицам. Наконец, хотя, быть может, это неособенно убедительно с логической точки зрения, но мне кажется гораздо более удовлетворительной мысль, что такие инстинкты, как инстинкт молодой кукушки, выбрасывающей своих сводных братьев, инстинкт муравьев-рабовладельцев, инстинкт личинок наездников, питающихся внутри живого тела гусеницы, представляют собой не специально дарованные или сотворенные инстинкты, а только небольшие следствия одного общего закона, обусловливающего прогресс всех органических существ, именно размножения, варьирования, переживания наиболее сильных и гибели наиболее слабых.

Глава IX

ГИБРИДИЗАЦИЯ

Различие между стерильностью первых скрещиваний и гибридов. — Стерильность различна по степени, она не является всеобщей, она усиливается под влиянием скрещивания в близких степенях родства и устраняется доместикацией. — Законы, определяющие стерильность гибридов. — Стерильность не есть особый дар, но побочный результат других различий и не накоплялась путем естественного отбора.[1] — Причины стерильности первых скрещиваний и гибридов. — Параллелизм между последствиями перемен в жизненных условиях и скрещивания. — Диморфизм и триморфизм.[1] Фертильность скрещивающихся разновидностей и их помесей не является всеобщей. — Сравнение гибридов и их помесей независимо от их фертильности. — Краткий обзор.

Большинство натуралистов держится того мнения, что виды при скрещивании наделены стерильностью специально, для того чтобы предотвратить их смешение. Это мнение, конечно, представляется с первого взгляда очень правдоподобным, так как виды, живущие вместе, едва ли могли бы оставаться различными, если бы они были способны к свободному скрещиванию.[2] Этот вопрос важен для нас во многих отношениях, в особенности же потому, что стерильность видов при первом скрещивании и их гибридных потомков не может быть приобретена, как я это покажу, путем сохранения последовательных, благоприятных степеней стерильности. Эта стерильность — побочный результат различий в воспроизводительной системе родительских видов.

При обсуждении этого вопроса обычно смешивались две категории фактов, которые по существу весьма различны между собой, а именно: стерильность видов при первом скрещивании и стерильность происшедших от них гибридов.

У чистых видов воспроизводительные органы, конечно, находятся в совершенном состоянии, однако при скрещивании эти виды производят мало потомков или совсем их не производят. У гибридов, с другой стороны, воспроизводительные органы неспособны выполнять свою функцию, как это можно ясно видеть по состоянию мужского элемента как у растений, так и у животных, хотя по строению эти органы вполне совершенны, насколько нам об этом позволяет судить микроскоп. В первом случае два половых элемента, из которых образуется будущий зародыш, вполне совершенны; во втором случае они или совсем неразвиты или не вполне

развиты. Это различие важно, когда приходится рассматривать причину стерильности, общую обоим этим случаям. Различие это, вероятно, было упущено из виду благодаря тому, что на стерильность в обоих случаях смотрели как на особый дар, лежащий за пределами нашего разумения.

Фертильность разновидностей, т. е. форм, о которых мы знаем или предполагаем, что они произошли от общих родителей при их скрещивании, равно как и фертильность происходящих от них помесей, имеет такую же важность с точки зрения моей теории, как и стерильность видов, потому что она, по-видимому, устанавливает крупное и неясное различие между разновидностями и видами.

Степени стерильности. Обратимся прежде всего к стерильности как видов при их скрещивании, так и их гибридного потомства. Невозможно изучать различные мемуары и труды добросовестных и превосходных наблюдателей Кельрейтера и Гертнера, которые почти всю свою жизнь посвятили этому вопросу, и не оказаться глубоко пораженным общераспространенностью некоторой степени стерильности. Кельрейтер не допускает исключения из этого правила; но при этом он разрубает узел, потому что на основании десяти случаев, когда две формы, принимаемые большинством авторов за отдельные виды, оказались вполне фертильными, он, не колеблясь, признает их за разновидности. Гертнер также считает это правило универсальным и оспаривает полную фертильность в десяти случаях, указываемых Кельрейтером. Но в этих и во многих других случаях Гертнер вынужден тщательно сосчитывать семена, чтобы показать существование некоторой степени стерильности. Наибольшее число семян, которое приносят два вида при первом скрещивании, и наибольшее число, которое приносит их гибридное потомство, он всегда сравнивает со средним числом семян, приносимых обоими видами в естественном состоянии. Но в этом кроется причина серьезной ошибки: чтобы скрестить растение, его нужно подвергнуть кастрации и, что нередко еще более важно, его нужно изолировать, чтобы помешать перенесению на него насекомыми пыльцы с других растений. Почти все растения, над которыми производил свои опыты Гертнер, были посажены в горшки и содержались у него дома в комнате. Что эти манипуляции нередко отзываются вредно на фертильности растения, не может быть сомнения; сам Гертнер приводит в своей таблице десятка два примеров растений, которые он кастрировал и искусственно опылял собственной их пыльцой; у половины из этих 20 растений (не считая опытов с такими растениями, как Leguminosae, манипулировать с которыми заведомо очень трудно) фертильность оказалась несколько ослабленной. Более того, Гертнер неоднократно скрещивал некоторые формы, как например обыкновенный красный и голубой курослеп (Anagallis arvensis и A. coerulea), которые лучшими ботаниками признаются за разновидности, и нашел, что они совершенно стерильны; ввиду этого мы вправе усомниться, действительно ли многие виды так стерильны при скрещивании, как он думал.

Несомненно, с одной стороны, что степень стерильности различных видов при скрещивании различна и представляет нечувствительные переходы, а с другой стороны, что на фертильность чистых видов легко оказы-

вают влияние различные обстоятельства; поэтому для всех практических целей весьма трудно сказать, где оканчивается полная фертильность и начинается стерильность. По моему мнению, нельзя требовать лучшего тому доказательства, чем тот факт, что два самых опытных наблюдателя, когда-либо живших, а именно Кельрейтер и Гертнер, пришли к диаметрально противоположным заключениям относительно одних и тех же форм. Весьма поучительно также сравнить (но за недостатком места я не могу здесь вдаваться в подробности) доказательства, выдвинутые нашими лучшими ботаниками по вопросу о том, следует ли ту или иную сомнительную форму считать видом или разновидностью, с теми основаниями, которые заимствуются из фактов фертильности и приводятся различными гибридизаторами или же одним и тем же наблюдателем на основании опытов, производившихся в различные годы. Этим путем можно показать, что ни стерильность, ни фертильность не представляют надежного различия между видами и разновидностями. Основания, заимствуемые из этого источника, представляют такие же переходы и так же сомнительны, как и доказательства, опирающиеся на другие различия в конституции и строении.

Перейдем к стерильности гибридов в последовательных поколениях. Хотя Гертнеру удалось вывести несколько гибридов в течение шести, семи и в одном случае даже десяти поколений, тщательно охраняя их от скрещивания с чистыми родительскими формами, однако он положительно утверждает, что их фертильность никогда не возрастает, но обычно уменьшается сильно и внезапно. Относительно этого уменьшения фертильности прежде всего можно заметить, что когда какое-либо уклонение в строении или конституции оказывается общим для обоих родителей, это часто передается потомству в усиленной степени, а между тем оба половых элемента у гибридных растений уже несколько поражены. Тем не менее я полагаю, что их фертильность почти во всех этих случаях уменьшалась по независимой причине, а именно вследствие близкородственного разведения. Я не могу сомневаться в правильности этого вывода, так как произвел много опытов и собрал так много фактов, показывающих, с одной стороны, что случайное скрещивание с отличающейся особью или разновидностью увеличивает силу и фертильность потомства, и, с другой стороны, что разведение в чрезмерно близком родстве уменьшает их силу и фертильность. Гибриды редко выводятся экспериментаторами в больших количествах, а так как родительские виды или другие родственные гибриды обычно растут в том же саду, то должно тщательно ограждать их от посещения насекомыми в периоды цветения; поэтому гибриды, если их предоставить самим себе, обычно будут оплодотворяться в каждом поколении пыльцой с того же цветка, а это, вероятно, может вредно отозваться на их фертильности, уже ослабленной их гибридным происхождением. В этом убеждении меня укрепляет замечательное указание, которое неоднократно делал Гертнер, а именно если искусственно оплодотворить гибриды, даже наименее фертильные, пыльцой однородных с ними гибридов, то их фертильность иногда решительно возрастает и продолжает возрастать, несмотря на часто замещающиеся вредные последствия самой операции.

Далее, при искусственном опылении пыльца столь же часто берется случайно (как это мне известно из моего собственного опыта) с пыльников другого цветка, как и с пыльников того цветка, который требуется оплодотворить; по этой причине происходит скрещивание между двумя цветками, хотя, по всей вероятности, нередко с одного и того же растения. Сверх того, всякий раз, когда производились подобные сложные опыты, такой тщательный наблюдатель, как Гертнер, вероятно, кастрировал свои гибриды и тем обеспечивал в каждом поколении скрещивание при помощи пыльцы с другого цветка, принадлежащего тому же растению или иному растению, обладающему теми же гибридными свойствами. Итак, наблюдается странный факт возрастания фертильности в ряду последовательных поколений гибридов, оплодотворяемых искусственно, в противоположность гибридам, самопроизвольно самоопыляющимися; этот факт, как мне кажется, может быть объяснен избеганием размножения особей, которые находятся в слишком близкой степени родства.

Обратимся теперь к результатам, полученным третьим весьма опытным гибридизатором, а именно преподобным У. Хербертом (W. Herbert). Как Кельрейтер и Гертнер уверяют, что некоторая степень стерильности видов при их скрещивании есть всеобщий закон природы, с такой же настойчивостью У. Херберт утверждает, что некоторые гибриды вполне фертильны, столь же фертильны, как и чистые родительские виды. Он производил опыты над некоторыми из тех же растений, которые брал и Гертнер. Различие в результатах, я полагаю, может быть отчасти объяснено большим искусством Херберта как садовода, равно и наличием в его распоряжении теплицы. Из многих его важных показаний я приведу для примера только одно, а именно: «каждая семяпочка в завязи Crinum capense, оплодотворенного пыльцой C. revolutum, произвела растение, чего я никогда не наблюдал в случае ее естественного оплодотворения». Таким образом, мы имеем здесь полную или даже более, чем обычно, полную фертильность при первом скрещивании между двумя разными видами.

Этот случай с Crinum дает мне повод упомянуть о замечательном факте, а именно: отдельные особи некоторых видов Lobelia, Verbascum и Passiflora легко оплодотворяются пыльцой других видов, но не пыльцой с того же растения, хотя эта последняя совершенно здорова, что можно доказать, опыляя ею другие растения или виды. В роде Hippeastrum, у Corydalis, как показал проф. Хилдебранд (Hildebrand), у различных орхидных, как показали м-р Скотт (Scott) и Фриц Мюллер, все особи находятся в этом своеобразном состоянии.[3] Таким образом, у некоторых видов лишь уклоняющиеся от нормы особи, а у других видов все особи в действительности легче могут давать гибридное потомство, чем опыляться пыльцой, взятой с той же особи! Приведем один пример: луковица Hippeastrum aulicum произвела четыре цветка; три из них были опылены Хербертом их собственной пыльцой, а четвертый был позже опылен пыльцой сложного гибрида, происшедшего от трех различных видов; в результате оказалось, что «завязи трех первых цветков скоро перестали расти и через несколько дней погибли, между тем как коробочка, оплодотворенная пыльцой гибрида, стала сильно расти, быстро созрела и принесла хорошие семена, которые

хорошо проросли». М-р Херберт производил подобные опыты в течение нескольких лет и всегда с одинаковым результатом.[4, 5] Эти случаи показывают, от каких ничтожных и таинственных причин иногда зависит бо́льшая или меньшая фертильность вида.

Практические опыты садоводов, хотя бы они и не были произведены с научной точностью, также заслуживают некоторого внимания. Известно, каким сложным скрещиваниям подвергались виды Pelargonium, Fuchsia, Calceolaria, Petunia, Rhododendron и пр., и, однако, многие из этих гибридов в изобилии приносят семена. Так, например, Херберт утверждает, что гибрид Calceolaria integrifolia и C. plantaginea — видов, как нельзя более несходных между собою по общему облику, — «воспроизводится так же отлично, как будто бы это был естественный вид с чилийских гор». Я приложил немало старания, чтобы удостовериться в степени фертильности некоторых сложных гибридов рододендрона, и убедился, что многие из них вполне фертильны. Ч. Ноубл (C. Noble), например, сообщил мне, что он разводит в качестве подвоя для прививки гибрид между Rhododendron ponticum и Rh. catawbiense и что этот гибрид «приносит семена в таком изобилии, как только можно себе представить». Если бы фертильность гибридов при хорошем уходе постоянно убывала в каждом последующем поколении, как это думал Гертнер, то этот факт был бы хорошо известен владельцам питомников. Садоводы разводят одних и тех же гибридов целыми большими грядами, а ведь здесь только они и встречают надлежащую обстановку, потому что многие особи имеют возможность с помощью насекомых свободно скрещиваться друг с другом, и, таким образом, предотвращаются вредные влияния разведения в близких степенях родства. Каждый может легко убедиться в действенном посредничестве насекомых, наблюдая цветки самых стерильных сортов гибридных рододендронов, совсем не образующие пыльцы, так как он в изобилии найдет на их рыльцах пыльцу, перенесенную с других цветков.

Что касается животных, то над ними было произведено гораздо меньше тщательных опытов, чем над растениями. Если можно полагаться на наши систематические подразделения, т. е. если роды животных так же отличны друг от друга, как и роды растений, то мы можем сделать заключение, что животные, далее отстоящие друг от друга на лестнице природы, могут легче скрещиваться между собой, чем растения, столь же далекие по отношению друг к другу; но самые гибриды, как мне кажется, более стерильны. Однако не следует забывать, что с животными было произведено мало опытов в надлежащих условиях, так как лишь немногие животные свободно плодятся в неволе; так, например, канарейка была скрещена с девятью различными видами вьюрковых, но так как ни один из них не плодится свободно в неволе, то мы не можем ожидать, чтобы первые скрещивания между ними и канарейкой или происшедшие отсюда гибриды были вполне фертильны. Далее, что касается фертильности в последующих поколениях наиболее фертильных животных гибридов, то я не знаю ни одного примера, когда два семейства одного и того же гибрида были бы одновременно выведены от различных родителей, чтобы предотвратить вредные последствия разведения в близких степенях родства. Напротив, в каждом последующем

поколении скрещивались обычно братья с сестрами наперекор предостережению, которое постоянно повторяется всеми животноводами. А в таком случае совсем неудивительно, что присущая гибридам стерильность всё возрастала.

Хотя мне неизвестно почти ни одного вполне удостоверенного случая полной фертильности животных гибридов, однако я имею основание думать, что гибриды от Cervulus vaginalis и C. reevesii, равно как и от Phasianus colchicus и P. torquatus, вполне фертильны.[6] Г-н Катрфаж (Quatrefages) указывает, что гибриды двух шелкопрядов (Bombyx cynthia и B. arrindia) оказались в Париже фертильными inter se в течение восьми поколений. Недавно утверждали, что два столь различных вида, как заяц и кролик, если удается их скрещивание, производят потомство, которое в высшей степени фертильно при скрещивании с одним из родительских видов. Гибриды от обыкновенного и китайского гуся (A. cygnoides) — видов настолько различных, что их обычно относят к различным родам, нередко давали в Англии потомство с обоими чистыми родительскими видами, а один раз даже inter se. Последнего удалось достигнуть м-ру Айтону (Eyton), который вывел двух гибридов от одних и тех же родителей, но от разных выводков, а от этих двух птиц он вывел не менее восьми гибридов (внуков чистых гусей) из одного гнезда. Впрочем, в Индии эти выведенные путем скрещивания гуси должны быть гораздо более фертильны, потому что, как меня уверяют такие высококомпетентные судьи, как м-р Блит (Blyth) и капитан Хаттон (Hutton), в различных областях этой страны разводятся целые стада таких гусей, полученных путем скрещивания; а так как они разводятся ради выгоды даже там, где не встречается ни того, ни другого чистого родительского вида, то они должны быть, конечно, весьма или вполне фертильны.

У наших домашних животных различные расы при взаимном скрещивании вполне фертильны, а между тем во многих случаях они произошли от двух или более диких видов. Из этого факта мы должны заключить: либо исходные родительские виды с самого начала производили вполне фертильные гибриды, либо гибриды, впоследствии выведенные при доместикации, сделались совершенно фертильными. Эта последняя альтернатива, впервые предложенная Палласом (Pallas), представляется гораздо более вероятной и действительно едва ли может возбуждать какие-либо сомнения. Так, например, почти несомненно, что наши собаки произошли от нескольких диких форм, и, однако, за исключением, быть может, нескольких туземных домашних собак Южной Америки, все они вполне фертильны между собой; тем не менее рассуждения по аналогии заставляют меня сильно сомневаться в том, что различные исходные виды могли с самого начала свободно скрещиваться и давать вполне фертильные гибриды. Точно так же я недавно мог вполне убедиться, что потомство, полученное путем скрещивания индийской горбатой и обыкновенной породы рогатого скота, вполне фертильно inter se; а между тем, основываясь на наблюдениях Рютимейера (Rütimeyer) над важными остеологическими различиями этих форм, равно как и на наблюдениях м-ра Блита над особенностями их привычек, голоса, конституции и пр., эти две формы должны

рассматриваться как хорошие различающиеся виды.[7] То же самое можно заметить и относительно двух главных рас свиней.[7] Следовательно, мы должны либо отказаться от веры во всеобщую стерильность видов при скрещивании, либо смотреть на стерильность у животных не как на неизгладимый признак, а как на такой, который может быть устранен путем доместикации.

Наконец, принимая во внимание все установленные факты по внутрипородному скрещиванию растений и животных, можно заключить, что некоторая степень стерильности как при первом скрещивании, так и у гибридов является весьма распространенной, но при теперешнем состоянии наших знаний ее нельзя считать абсолютно всеобщей.

Законы, управляющие стерильностью первых скрещиваний и гибридов

Рассмотрим теперь немного подробнее законы, управляющие стерильностью первых скрещиваний и гибридов. Прежде всего необходимо выяснить, указывают ли эти законы, что виды были специально одарены этим свойством, чтобы предотвратить их скрещивание и полное смешение. Нижеследующие заключения заимствованы главным образом из превосходного сочинения Гертнера об образовании гибридов у растений. Я приложил немало стараний, чтобы удостовериться, в какой степени они приложимы к животным, и, принимая во внимание скудость наших сведений относительно животных гибридов, я был изумлен, когда увидел, насколько одни и те же законы общи обоим царствам природы.

Уже было отмечено, что степень фертильности как первых скрещиваний, так и гибридов представляет градацию от нуля до полной фертильности. Поразительно, сколькими любопытными способами можно показать эту градацию, но здесь я могу изложить эти факты лишь в самых общих чертах. Когда пыльца с растения, принадлежащего к одному семейству, попадает на рыльце растения из другого семейства, она производит столь же мало действия, как и неорганическая пыль. Начиная с этого абсолютного нуля фертильности и при перенесении пыльцы различных видов на рыльце какого-нибудь вида из того же рода, мы замечаем полную градацию в числе производимых семян вплоть до почти полной или совершенно полной фертильности, а в некоторых отступающих от нормы случаях даже, как мы видели, до избыточной фертильности, т. е. превышающей ту, к которой ведет опыление собственной пыльцой растения. Среди гибридов также встречаются такие, которые никогда не производили, да, вероятно, и не могут произвести ни одного всхожего семени даже при опылении пыльцой чистых родительских форм; но в некоторых из этих случаев можно обнаружить первые следы фертильности в том, что пыльца одного из чистых родительских видов вызывает более раннее увядание цветка у гибрида, чем это случалось бы без ее влияния; а, как известно, раннее увядание цветка служит признаком начинающегося оплодотворения. Переходя от этой крайней степени стерильности, мы встречаем других

самоопыляющихся гибридов, которые, производя все большее и большее число семян, доходят до полной фертильности.

Гибриды, получающиеся от двух видов, трудно скрещивающихся и редко производящих потомство, обычно весьма стерильны, но параллелизм между трудностью первого скрещивания и стерильностью происходящих таким путем гибридов (две категории фактов, обычно смешиваемых) далеко не строг. Есть много случаев, когда два чистых вида, как например в роде Verbascum, могут скрещиваться с крайней легкостью и производить многочисленное гибридное потомство, а между тем сами эти гибриды необыкновенно стерильны. С другой стороны, есть виды, которые удается скрестить очень редко или с чрезвычайным трудом, но их гибриды, раз они появились, весьма фертильны. Даже в пределах одного и того же рода, например у Dianthus, встречаются оба эти противоположных случая.

Фертильность как первых скрещиваний, так и гибридов легче подвергается действию неблагоприятных условий, чем фертильность чистых видов. Но фертильность первых скрещиваний также и врожденно изменчива, потому что она не всегда одинакова по степени при скрещивании одних и тех же двух видов и при одинаковых обстоятельствах; отчасти она зависит от конституции особей, которые были взяты для опыта. То же замечается и у гибридов; степень их фертильности часто оказывается весьма различной у разных особей, выращенных из семян одной и той же коробочки и подвергавшихся влиянию одинаковых условий.

Под выражением «систематическое родство» подразумевают общее сходство между видами по их строению и конституции. Тогда фертильность первых скрещиваний и происшедших от них гибридов в значительной степени определяются их систематическим родством. Это ясно видно из того, что гибриды никогда не получались от двух видов, которые систематиками относятся к различным семействам, и что, с другой стороны, виды очень близкие обычно легко скрещиваются между собой. Но соответствие между систематическим родством и легкостью скрещивания далеко не строго. Можно было бы привести множество примеров, когда очень близкие виды отказываются скрещиваться между собой или скрещиваются лишь с крайним трудом, а с другой стороны, указать много примеров сильно различающихся видов, скрещивающихся крайне легко. В одном и том же семействе может быть такой род, как Dianthus, в котором очень многие виды скрещиваются как нельзя легче, и другой род, как например Silene, в котором, несмотря на самые настойчивые усилия, не удалось произвести ни одного гибрида даже между крайне близкими видами. Даже в пределах одного и того же рода мы встречаем такое же различие; так, например, многие виды Nicotiana скрещивались едва ли не чаще, чем виды какого-либо другого рода; между тем Гертнер нашел, что вид N. acuminata, не особенно выделяющийся среди других, упорно отказывался оплодотворять или оплодотворяться при скрещивании не менее как с восемью другими видами Nicotiana. Можно было бы привести еще много аналогичных фактов.

Никому не удалось ясно показать, какого рода различие и какая его степень в одном из ясно заметных признаков достаточны для предотвра-

щения скрещивания между двумя видами. Можно сказать, что растения, чрезвычайно различные по складу и общему облику и представляющие резко выраженные различия в каждой из частей цветка, даже в пыльце, плоде и семядолях, все же могут скрещиваться. Однолетние и многолетние растения, деревья с опадающей листвой и вечнозеленые растения, населяющие разные стации и приспособленные к весьма различным климатам, часто могут быть легко скрещиваемы между собой.

Под реципрокным скрещиванием между двумя видами я подразумеваю тот случай, когда, например, ослица скрещивается с жеребцом, а кобыла с ослом; в этом случае можно сказать, что эти два вида скрестились взаимно. Часто замечается величайшее различие в легкости получения реципрокных скрещиваний. Такие случаи чрезвычайно важны, потому что они доказывают, что способность каких-либо двух видов к скрещиванию часто совершенно независима от их систематического родства, т. е. от какого-либо различия в строении или конституции, за исключением различия в их воспроизводительной системе.[8] Разница в результатах при реципрокных скрещиваниях между одними и теми же двумя видами уже давно была замечена Кельрейтером. Так, например, Mirabilis jalapa легко может быть оплодотворена пыльцой M. longiflora, и получающиеся таким образом гибриды достаточно фертильны; но Кельрейтер в течение восьми лет подряд сделал более 200 попыток оплодотворить M. longiflora пыльцой M. jalapa и совершенно безуспешно. Можно было бы привести несколько других поразительных случаев. Тюрэ (Thuret) наблюдал тот же факт у некоторых морских водорослей — фукусов. Гертнер, кроме того, нашел, что это различие в легкости получения взаимных скрещиваний, правда, не в столь резкой степени, — явление крайне обычное. Он наблюдал его даже у близкородственных форм (например, Matthiola annua и M. glabra), рассматриваемых многими ботаниками лишь как разновидности. Замечателен также и тот факт, что хотя гибриды, происшедшие от реципрокных скрещиваний, конечно, представляют соединение одних и тех же двух видов (причем, один вид играл роль сначала отца, а затем матери) и редко отличаются друг от друга по внешним признакам, однако их фертильность бывает обычно различна в незначительной, а иногда и в весьма большой степени.

Из наблюдений Гертнера можно было бы привести несколько других своеобразных правил: так, например, некоторые виды обладают замечательной способностью скрещиваться с другими видами, другие виды того же рода отличаются замечательной способностью передавать свои внешние особенности гибридному потомству; но эти две способности не встречаются обязательно вместе. Некоторые гибриды, вместо того чтобы представлять, как это обычно бывает, промежуточные признаки между их двумя родителями, всегда обнаруживают близкое сходство с одним из них; и такие гибриды, несмотря на свое внешнее сходство с чистым родительским видом, за редкими исключениями, бывают чрезвычайно стерильны. Точно так же среди гибридов, обычно занимающих промежуточное место по строению между своими родителями, иногда рождаются своеобразные и ненормальные особи, обладающие близким сходством с одной из

чистых родительских форм, и эти гибриды почти всегда крайне стерильны, даже в том случае, когда другие гибриды, выращенные из семян, взятых из той же самой коробочки, обнаруживают значительную степень фертильности. Эти факты показывают, насколько фертильность гибрида может быть независима от его внешнего сходства с одним из чистых родителей.

Рассматривая различные вышеприведенные правила, определяющие фертильность первых скрещиваний и гибридов, мы видим следующее: при скрещивании форм, которые следует рассматривать как хорошие, отчетливо различающиеся виды, их фертильность представляет градации от нуля до полной или даже при известных условиях до избыточной фертильности; их фертильность не только крайне чувствительна к влиянию благоприятных и неблагоприятных условий, но и обладает врожденной изменчивостью, она отнюдь не всегда одинакова по степени при первых скрещиваниях и у гибридов, происшедших от этого скрещивания; фертильность гибридов не связана со степенью их внешнего сходства с одним из родителей; и, наконец, легкость, с какой происходит первое скрещивание между какими-либо двумя видами, не всегда зависит от их систематического родства или от степени их сходства между собой. Это последнее положение ясно доказывается различием в результатах реципрокных скрещиваний между одними и теми же видами; в самом деле, смотря по тому, играет ли один вид или другой роль отца или матери, обычно наблюдается некоторое различие, порою даже весьма значительное, в легкости, с какой происходит скрещивание. Сверх того, гибриды, происшедшие от реципрокных скрещиваний, часто различаются по фертильности.

Указывают ли эти сложные и своеобразные правила, что виды одарены были стерильностью просто для того, чтобы предотвратить их смешение в природе? Не думаю, иначе необъяснимо следующее: почему степень стерильности при скрещивании различных видов была бы крайне различна, если, надо думать, одинаково важно предохранить всех их от смешения? Почему степень стерильности врожденно изменчива у особей одного и того же вида? Почему некоторые виды скрещиваются легко и в то же время производят весьма стерильные гибриды, а другие виды скрещиваются крайне трудно и, однако, производят довольно фертильные гибриды? Почему так часто велико различие в результатах реципрокного скрещивания между одними и теми же двумя видами? Почему, можно даже спросить, вообще возможно образование гибридов? Наделить виды особой способностью производить гибриды и затем преградить их дальнейшее размножение при помощи различных степеней стерильности, не связанных прямо с легкостью скрещивания между их родителями, — такой порядок вещей представляется странным.

Предыдущие правила и факты, с другой стороны, ясно показывают, как мне кажется, что стерильность как первых скрещиваний, так и гибридов есть явление просто случайное или зависящее от неизвестных различий в их воспроизводительных системах; различия эти настолько своеобразны и ограниченны по своей природе, что при реципрокных скрещиваниях между одними и теми же двумя видами мужской половой элемент одного часто свободно действует на женский половой элемент другого,

а не в обратном направлении. Не лишним будет выяснить при помощи примера несколько полнее, что я подразумеваю, говоря, что стерильность есть нечто случайное по отношению к другим различиям, а не специально дарованное свойство. Так как способность одного растения прививаться к другому несущественна для их благополучия в естественных условиях, то никто, я думаю, не предположит, что это специально дарованное свойство, и согласится, что это — побочное явление при различиях в законах роста обоих растений. Иногда мы можем видеть причину, почему одно дерево не прививается к другому, в различиях скорости их роста, твердости их древесины, в периоде движения и свойстве сока и т. д.; но в большинстве случаев мы не можем указать никакой причины. Резкие различия между двумя растениями по внешности (одно, положим, древесное, а другое травянистое, одно вечнозеленое, а другое с опадающей листвой) и адаптации их к очень различным климатам не всегда препятствуют прививке двух растений друг к другу. Как при гибридизации, так и при прививке указанная способность растений ограничена систематическим родством, потому что никому еще не удалось привить одно к другому деревья, принадлежащие к совершенно различным семействам, а с другой стороны, весьма близкие виды и разновидности одного и того же вида обычно, хотя не всегда, легко прививаются друг к другу. Но, как и при скрещивании, эта способность далеко не безусловно определяется систематическим родством. Несмотря на то что многие различные роды одного и того же семейства прививались друг к другу, в других случаях виды одного и того же рода отказываются прививаться друг к другу. Груша гораздо легче прививается к айве, которая относится к другому роду, чем к яблоне, принадлежащей к одному роду с грушей. Даже различные разновидности груши с неодинаковой легкостью прививаются к айве; то же самое замечается относительно прививки различных разновидностей абрикоса и персика к некоторым разновидностям сливы.

Как мы видели, Гертнер нашел, что у разных *особей*, принадлежащих к одним и тем же двум видам, замечается иногда врожденное различие в способности к скрещиванию; то же самое, по мнению Сажрэ (Sageret), встречается и при прививке различных особей одних и тех же двух видов друг к другу. При реципрокном скрещивании легкость, с какой достигается слияние половых элементов, часто далеко не одинакова; то же наблюдается и относительно прививки; например, обыкновенный крыжовник не может быть привит к смородине, тогда как смородина, хотя и с трудом, прививается к крыжовнику.

Мы видели, что стерильность гибридов, у которых воспроизводительные органы находятся в недоразвитом состоянии, — явление существенно отличающееся от трудности скрестить два чистых вида, у которых воспроизводительные органы вполне развиты; однако эти две категории фактов в значительной мере параллельны. Нечто аналогичное встречается и при прививке; так, Таун (Thoun) нашел, что три вида Robinia, которые обильно приносили семена на собственном корне и без особой трудности прививались к четвертому виду, после такой прививки становились совершенно стерильными. С другой стороны, известные виды Sorbus, привитые к дру-

гим видам, давали вдвое больше плодов, чем на собственном корне. Этот последний факт напоминает нам необычные случаи у Hippeastrum, Passiflora и других растений, которые приносят гораздо больше семян при опылении пыльцой другого вида, чем при опылении пыльцой того же самого растения.

Таким образом, мы видим, что хотя существует ясное и резкое различие между простым сращением, достигаемым прививкой, и соединением мужского и женского элементов в акте воспроизведения, однако замечается некоторый грубый параллелизм в результатах прививки и скрещивания различных видов. И, подобно тому как странные и сложные законы, определяющие легкость прививки одного дерева к другому, мы должны считать побочными при неизвестных нам различиях в вегетативной системе растений, точно так же, по моему мнению, при известных нам различиях в воспроизводительной системе побочными являются и те еще более сложные законы, которые определяют легкость первых скрещиваний. Эти различия в обоих случаях, как и следовало ожидать, до известной степени соответствуют систематическому родству — выражение, при помощи которого пытаются выразить всякого рода сходства и различия между органическими существами. Эти факты, как мне кажется, нисколько не указывают на то, чтобы бóльшая или меньшая трудность прививки или скрещивания между разными видами была специально дарована организмам, хотя в случае скрещивания эта трудность столь же важна для сохранения и устойчивости видовых форм, насколько в случае прививки она несущественна для их благополучия.

Происхождение и причины стерильности первых скрещиваний и гибридов

[9]Одно время мне, как и другим, казалось вероятным, что стерильность первых скрещиваний и гибридов могла быть медленно приобретена путем естественного отбора слегка уменьшавшихся степеней фертильности, которые, подобно всякой другой вариации, спонтанно появляются у известных особей одной разновидности при скрещивании с особями другой разновидности. В самом деле, ясно, что для двух разновидностей, или зарождающихся видов, было бы полезно, если бы их можно было удержать от слияния; для этой пользы основания те же, по которым человек, отбирающий одновременно две разновидности, необходимо должен держать их отдельно одну от другой. Прежде всего можно заметить, что виды, населяющие различные местности, часто стерильны при скрещивании; а между тем ясно, что таким отделенным друг от друга видам приобретение взаимной стерильности не принесло никакой пользы, и, следовательно, это не могло осуществиться посредством естественного отбора; но, пожалуй, можно возразить, что если вид сделался стерильным с каким-либо своим соотечественником, то стерильность с другими видами явится уже в качестве необходимого следствия. Далее, теории естественного отбора почти в той же степени, как и теории специального творения, противоречит следующее

в реципрокных скрещиваниях: как мужской элемент одной формы мог сделаться совершенно бессильным относительно второй формы, тогда как в то же самое время мужской элемент этой второй формы легко может оплодотворить первую форму; такое своеобразное состояние воспроизводительной системы едва ли могло быть полезным какому-нибудь виду.

Обсуждая вероятность того, что виды делались взаимно стерильными под действием естественного отбора, мы обнаружим, что наибольшая трудность заключается в существовании многих градуальных шагов, начиная со слегка ослабленной фертильности и вплоть до полной стерильности. Можно допустить, что зарождающемуся виду было бы полезно, если бы он сделался в некоторой слабой степени стерильным при скрещивании с его родительской формой или с какой-нибудь другой разновидностью, потому что таким путем образовалось бы меньше смешанного ухудшенного потомства, которое могло бы примешать свою кровь к новому виду в процессе его образования. Но кто возьмет на себя труд поразмыслить о ступенях, которые должна была пройти первая степень стерильности, чтобы возрасти путем естественного отбора до той высокой степени, которая обща столь многим видам и даже всеобща для видов, возвысившихся путем дифференцировки до ранга родов или семейств, тот придет к заключению, что вопрос необычайно сложен. По зрелом размышлении мне кажется, что это не могло осуществиться посредством естественного отбора. Возьмем случай, когда два каких-нибудь вида при скрещивании производят немногочисленное и стерильное потомство; что в этом случае могло быть благоприятно для выживания тех особей, которые случайно наделены в несколько большей степени взаимной стерильностью и которые, таким образом, приближались бы на одну маленькую ступеньку к полной стерильности? А между тем, если теория естественного отбора применима здесь, то продвижение в этом направлении должно было всегда встречаться у многих видов, потому что множество из них взаимно совершенно бесплодны. Для стерильных бесполых насекомых мы имеем основание полагать, что модификации в их строении и фертильности медленно накапливались путем естественного отбора, потому что при этом косвенным образом обеспечивалось преимущество сообществу, к которому принадлежат эти насекомые, над другими сообществами того же вида; но индивидуальное животное, не принадлежащее к социальному сообществу, если бы оно сделалось в некоторой степени стерильным при скрещивании с какой-либо другой разновидностью, не получило бы при этом само никакого преимущества и не могло бы доставить косвенным образом никакого преимущества другим особям той же разновидности и таким образом содействовать их сохранению.[9, 10]

Но было бы излишним детально обсуждать этот вопрос в подробностях, так как относительно растений мы имеем убедительное доказательство того, что стерильность скрещивающихся видов должна быть приписана какому-то принципу, совершенно независимому от естественного отбора. Как Гертнер, так и Кельрейтер доказали, что в родах, заключающих многочисленные виды, можно образовать последовательный ряд, начиная от видов, которые при скрещивании дают все меньшее и меньшее число се-

мян, и кончая видами, никогда не приносящими ни одного семени, и все же как это видно по набуханию завязи, испытывающими влияние пыльцы некоторых других видов. Очевидно, здесь невозможно отобрать более стерильные особи, которые уже перестали давать семена, так что эта крайняя степень стерильности, при которой одна лишь завязь испытывает влияние пыльцы, не могла быть приобретена путем отбора; а из того, что законы, определяющие различные степени стерильности, столь однообразны в животном и растительном царствах, мы можем заключить, что причина, какова бы она ни была, одинакова или почти одинакова во всех случаях.

Теперь мы рассмотрим несколько внимательнее вероятные черты различий между видами, которые вызывают стерильность первых скрещиваний и гибридов.[11] В случае первых скрещиваний бо́льшая или меньшая трудность, с какой осуществляется соединение половых элементов и получается потомство, очевидно, зависит от нескольких различных причин. Иногда мужской элемент, должно быть, физически не в состоянии достигнуть яйца, как например у растения с пестиком настолько длинным, что пыльцевые трубки не могут проникнуть до завязи. Было замечено также, что когда пыльца одного вида попадает на рыльце другого вида, состоящего с первым в отдаленном родстве, то хотя пыльцевые трубки и выпускаются, но не проникают сквозь поверхность рыльца. Далее, мужской элемент может достигнуть женского элемента, но оказаться неспособным вызывать развитие зародыша, что, по-видимому, и имело место в некоторых опытах Тюрэ (Thuret) над фукусами. Эти факты столь же мало объяснимы, как и то, почему известные деревья не могут быть привиты к другим. Наконец, зародыш может развиться, но затем погибнуть на ранней стадии. Эта последняя альтернатива не обратила на себя достаточного внимания, но, основываясь на наблюдениях, сообщенных мне м-ром Хьюитом (Hewitt), обладающим большой опытностью в скрещивании фазанов и домашней птицы, я полагаю, что ранняя смерть зародыша весьма часто служит причиной стерильности при первых скрещиваниях. Недавно м-р Солтер (Salter) сообщил результаты исследования около 500 яиц, полученных от различных скрещиваний между тремя видами рода Gallus и их гибридов; большинство этих яиц были оплодотворены, и в большинстве оплодотворенных яиц зародыши либо отчасти развились, а затем погибли, либо достигли почти полной зрелости, но молодые цыплята были неспособны пробить скорлупу.[12] Из вылупившихся цыплят более четырех пятых погибло в течение первых дней или самое позднее недель «без всякой очевидной причины, по-видимому, просто по неспособности к жизни»; так, из 500 яиц было выкормлено лишь 12 цыплят. У растений гибридные зародыши, вероятно, часто погибают таким же образом; по крайней мере известно, что гибриды, полученные от весьма различных видов, иногда очень хилы, низкорослы и погибают в раннем возрасте; Макс Вихура (Max Wichura) сообщил недавно несколько поразительных случаев этого рода из своих наблюдений над гибридными ивами. Следует отметить здесь, что в некоторых случаях партеногенеза зародыши в тех яйцах шелкопряда, которые не были оплодотворены, проходят ранние стадии развития, затем погибают, подобно зародышам, происшедшим путем скрещивания между раз-

личными видами. Пока я не познакомился с этими фактами, я неохотно допускал, что ранняя смерть гибридных зародышей — частое явление, так как гибриды, если уж рождаются, обычно бывают здоровыми и долговечными, как это мы видим на примере обыкновенного мула.[12] Однако гибриды находятся в различных условиях до и после рождения: родившись и живя в стране, в которой живут оба их родителя, они обычно попадают в соответствующие жизненные условия. Но гибрид лишь наполовину обладает природой и конституцией матери; поэтому до рождения, пока он питается в материнской утробе или в яйце, или в семени, произведенном матерью, он может подвергаться воздействию условий, в некоторых отношениях неподходящих, и, следовательно, опасности погибнуть на ранней стадии; это тем более вероятно, что все очень молодые организмы в высшей степени чувствительны к вредным или неестественным условиям существования.[13] Но, в конце концов, более вероятно, что причина лежит в каком-нибудь несовершенстве непосредственного акта оплодотворения, вызывающего несовершенное развитие зародыша, а не в условиях, которые действуют на него впоследствии.[13]

Что касается стерильности гибридов, у некоторых половые элементы не вполне развиты, то в этом случае дело обстоит несколько иначе. Я много раз ссылался на обширную группу фактов, показывающих, что когда животные и растения переносятся в неестественные для них условия, то они становятся склонными к серьезным расстройствам воспроизводительной системы. И действительно, это служит большим препятствием к одомашнению животных. Между стерильностью, возникшей на этой почве, и стерильностью гибридов существует много пунктов сходства. Так, в обоих случаях стерильность не зависит от общего состояния здоровья и часто сопровождается увеличением роста или весьма пышным развитием. Далее, и в том и в другом случае стерильность встречается в различной степени; в обоих случаях мужской элемент больше подвержен воздействию, чем женский; иногда, впрочем, бывает и наоборот. Наконец, в обоих случаях эта наклонность до известной степени находится в соответствии с систематическим родством; это видно из того, что целые группы животных и растений становятся бессильными в половом отношении под влиянием одних и тех же неестественных условий и целые группы видов приобретают наклонность производить стерильных гибридов. С другой стороны, один вид в целой группе иногда выносит глубокие перемены в условиях, не теряя своей фертильности, а известные виды в данной группе производят необычно фертильных гибридов. Никто не может сказать, не произведя предварительного опыта, будет ли данное животное плодиться в неволе и будет ли какое-нибудь чужеземное растение при разведении свободно приносить семена; нельзя также сказать заранее, произведут ли какие-либо два вида одного и того же рода более или менее стерильные гибриды. Наконец, если органические существа в течение нескольких поколений находятся в условиях, им несвойственных, то они становятся чрезвычайно изменчивыми, что, по-видимому, отчасти зависит от специального расстройства их воспроизводительной системы, хотя в меньшей степени, чем в том случае, когда наступает стерильность. То же наблюдается и у гибридов,

потому что их потомство в последовательных поколениях весьма склонно варьировать, что было замечено всеми экспериментаторами.

Таким образом, мы видим, что, когда органические существа бывают поставлены в новые, неестественные условия и когда путем неестественного скрещивания двух видов получаются гибриды, воспроизводительная система, независимо от общего состояния здоровья, в обоих случаях расстраивается весьма сходным образом. В первом случае нарушаются условия жизни, хотя часто в столь слабой степени, что мы этого не замечаем; в другом случае, касающемся гибридов, внешние условия остаются прежними, но организация расстроена слиянием воедино двух различных типов строения и конституции, включая сюда, конечно, и воспроизводительную систему. В самом деле, едва ли возможно, чтобы две организации соединились в одну без некоторого нарушения в развитии или периодической деятельности или же во взаимных отношениях различных частей и органов друг к другу и к условиям жизни. Когда гибриды способны плодиться inter se, они передают своему потомству из поколения в поколение одну и ту же смешанную организацию, а поэтому мы не должны удивляться тому, что их стерильность, хотя и изменчива до некоторой степени, не уменьшается; она даже способна увеличиваться, что обычно является, как мы объяснили раньше, результатом разведения в слишком близких степенях родства.[14] Приведенный выше взгляд, по которому стерильность гибридов вызывается соединением двух конституций в одну, решительно отстаивается Максом Вихурой.[14]

Должно сознаться, однако, что мы не можем понять ни с вышеуказанной, ни с другой какой-либо точки зрения некоторые факты, касающиеся стерильности гибридов; таковы, например, явления неодинаковой фертильности гибридов, происшедших от реципрокных скрещиваний или усиленной стерильности тех гибридов, которые иногда обладают исключительным сходством с одним из чистых родителей. Кроме того, я вовсе не утверждаю, что предыдущие замечания проникают в самую суть вопроса; они не дают никакого объяснения, почему организм, попавший в неестественные условия, становится стерильным. Я пытался только показать, что в двух случаях, в некоторых отношениях сходных, общим результатом является стерильность, в одном случае вызываемая нарушением жизненных условий, в другом — расстройством организации вследствие соединения двух организаций в одну.

Подобный параллелизм применим и к другой близкой, но все же весьма отличающейся категории фактов. Существует старинное и почти всеобщее убеждение, основанное на значительном количестве свидетельств, которые я привел в другом месте, а именно, что слабые перемены в жизненных условиях полезны для всех живых существ. Мы видим, что это осуществляется на практике всеми фермерами и садовниками, которые постоянно обмениваются семенами, клубнями и т. п., получая и пересылая их из местности с одной почвой и климатом в другую. Во время выздоровления животных весьма благоприятное действие оказывает почти всякая перемена в их образе жизни. Далее, как относительно растений, так и относительно животных существуют самые ясные доказательства

того, что скрещивание между особями одного и того же вида, до известной степени отличающимися друг от друга, придает потомству силу и фертильность и что, с другой стороны, продолжающееся в течение нескольких поколений разведение в слишком близких степенях родства почти всегда ведет к уменьшению роста, к слабости или стерильности, если сохраняются одни и те же жизненные условия.

Мне кажется поэтому, с одной стороны, что слабые перемены в жизненных условиях приносят пользу всем органическим существам, а с другой — что слабые скрещивания, т. е. скрещивания между самками и самцами одного и того же вида, которые были подвержены несколько различным условиям или сделались слегка различными, придают силу и фертильность потомству. Но, как мы видели, органические существа, длительно привыкавшие к известным однообразным условиям в естественном состоянии, весьма часто делаются более или менее стерильными, если их подвергнуть, как это и бывает в неволе, значительным переменам в их жизненных условиях; мы также знаем, что скрещивание между двумя формами, которые приобрели глубокие или специальные различия, производит гибридов, которые почти всегда до известной степени стерильны. Я вполне убежден, что этот двойной параллелизм отнюдь не случайный или кажущийся.[15] Тот, кто сможет объяснить, почему слон и множество других животных, неспособны плодиться даже в частичной неволе у себя на родине, тот сможет объяснить первичную причину столь распространенной стерильности гибридов. В то же время он сможет объяснить, каким образом случилось, что расы некоторых из наших домашних животных, которые часто подвергались новым и притом не однообразным условиям, вполне между собой фертильны, хотя они произошли от различных видов, которые, вероятно, были бы стерильными, если бы их скрестить до одомашнения.[15] Приведенные выше два параллельных ряда фактов, по-видимому, соединены между собой некоторой общей, но неизвестной связью, которая имеет существенное отношение к принципу жизни; этот принцип, по определению м-ра Херберта Спенсера, состоит в том, что жизнь зависит от постоянного действия и противодействия или заключается в постоянном действии и противодействии различных сил, которые, как повсюду в природе, постоянно стремяться к равновесию; когда же это стремление слегка нарушается какой-либо переменой, то жизненные силы приобретают большую мощь.

Реципрокный диморфизм и триморфизм [16]

Мы обсудим здесь вкратце этот вопрос, который, как мы увидим, проливает некоторый свет на гибридизацию. Некоторые растения, принадлежащие к различным порядкам, представлены двумя формами, которые существуют почти в равных количествах и которые ничем не отличаются друг от друга, за исключением органов размножения, а именно: одна форма имеет длинный пестик при коротких тычинках, другая — короткий пестик и длинные тычинки; при этом у обеих пыльцевые зерна

неодинаковой величины. У триморфных растений встречаются три формы, подобным же образом разнящиеся по длине своих пестиков и тычинок, по величине и окраске пыльцевых зерен и по некоторым другим признакам; так как у каждой из этих трех форм по две группы тычинок, то три формы обладают в общем шестью группами тычинок и тремя типами пестиков. Эти органы настолько соразмерны по длине относительно друг друга, что половина тычинок у двух из этих форм находится на одном уровне с рыльцем третьей формы. Между тем я показал — и это было подтверждено другими наблюдателями,— что для того, чтобы добиться полной фертильности у этих растений, необходимо, чтобы рыльце одной формы опылилось пыльцой, взятой с тычинок другой формы соответствующей высоты. Так что у диморфных видов два соединения полов, которые можно назвать законными, вполне фертильны, и два, которые можно назвать незаконными, более или менее стерильны. У триморфных видов шесть соединений полов законны, или вполне фертильны, и 12 незаконны, или более или менее стерильны.

Стерильность, наблюдающаяся у различных диморфных и триморфных растений, когда они опыляются незаконно, т. е. пыльцой, взятой с тычинок, не соответствующих по высоте пестику, весьма различна по степени, вплоть до абсолютной и полной стерильности, словом, совершенно так же, как при скрещивании различных видов. И как в этом последнем случае степень стерильности зависит в весьма большой мере от более или менее благоприятных условий жизни, так же, по моим наблюдениям, обстоит дело и с этими незаконными соединениями. Хорошо известно, что если на рыльце какого-нибудь цветка попадет пыльца другого вида, а затем на то же рыльце будет перенесена, хотя бы по истечении значительного промежутка времени, собственная пыльца цветка, то она оказывает такое преобладающее влияние, что обычно уничтожает действие посторонней пыльцы; то же самое можно сказать и о пыльце различных форм одного и того же вида, потому что законная пыльца сильно преобладает над незаконной, когда они попадают обе на одно и то же рыльце. Я убедился в этом, опыляя различные цветки сперва незаконным способом и затем, спустя 24 часа, законным способом пыльцой, взятой от своеобразно окрашенной разновидности, и все растения, выращенные из полученных таким образом семян, оказались окрашенными подобным же образом; это показывает, что законная пыльца, хотя она и была помещена 24 часа спустя, совершенно уничтожила или предотвратила действие прежде помещенной незаконной пыльцы. Далее, подобно тому, как при реципрокных скрещиваниях между двумя видами в некоторых случаях замечается значительная разница в результате, то же самое наблюдается и у триморфных растений; так, например, форма Lythrum salicaria со столбиками средней длины, оплодотворяясь с величайшей легкостью незаконным способом при помощи пыльцы с более длинных тычинок формы, имеющей короткий столбик, приносила много семян; между тем эта последняя форма не дала ни одного семени при опылении более длинных тычинок формы со столбиками средней длины.

Во всех этих отношениях, равно как и в других, которые можно

было бы указать сверх того, формы одного и того же несомненного вида, соединяясь незаконным образом, ведут себя совершенно так же, как два различных вида при скрещивании. Это заставило меня тщательно наблюдать в продолжение четырех лет растения, выращенные из семян, полученных от различных незаконных соединений. Главный результат заключается в том, что эти, как их можно назвать, незаконнорожденные растения не вполне плодовиты. Возможно получить от диморфных видов незаконнорожденные растения как с длинными, так и с короткими столбиками и от триморфных — все три незаконнорожденные формы. Эти последние можно затем соединить обычным законным образом. Когда это делается, то нет видимой причины, почему бы им не принести столько же семян, сколько приносили их родители при законном оплодотворении. Но этого не случается. Они все стерильны в различных степенях, причем некоторые столь неизлечимо и совершенно стерильны, что в продолжение четырех лет не дали ни одного семени и даже ни одной семенной коробочки. Стерильность этих незаконнорожденных [illegitimate] растений, когда они сочетаются законным способом, можно в строгом смысле сравнить со стерильностью гибридов при их скрещивании inter se. Если, с другой стороны, гибрид скрещивается с одним из двух чистых родительских видов, то стерильность обычно значительно уменьшается; то же случается и тогда, когда незаконнорожденные растения оплодотворяются законнорожденными. Как стерильность гибридов не всегда находится в полном соответствии с трудностью первого скрещивания между двумя родительскими видами, точно так же и стерильность известных незаконнорожденных растений оказывалась необыкновенной большой, межде тем как стерильность соединения, от которого они произошли, была совсем невелика. У гибридов, которые выращены из семян, взятых из одной коробочки, степень стерильности врожденно неоднородна; то же заметным образом наблюдается и у незаконнорожденных растений. Наконец, многие гибриды цветут очень обильно и продолжительно, между тем как другие, более стерильные, производят мало цветков и представляют собой хилых, жалких карликов; совершенно подобные же случаи встречаются и в незаконнорожденном потомстве различных диморфных и триморфных растений.

Вообще существует теснейшее тождество по характеру и поведению между незаконнорожденными растениями и гибридами. Едва ли будет преувеличением, если мы скажем, что незаконнорожденные растения — это гибриды, полученные вследствие неподходящего соединения известных форм в пределах одного и того же вида, тогда как обычные гибриды происходят от неподходящего соединения так называемых различных видов. Мы видели уже, что существует весьма близкое сходство во всех отношениях между первыми незаконными соединениями и первыми скрещиваниями отдельных видов. Быть может, это вполне выяснится на следующем примере. Предположим, что какой-нибудь ботаник нашел две резко выраженные разновидности (а такие встречаются) триморфной формы Lythrum salicaria с длинными пестиками и что он решил испытать посредством скрещивания, не являются ли они различными видами. Он нашел бы,

что при этом получается лишь около пятой доли нормального числа семян и что вообще эти два растения во всех указанных выше отношениях ведут себя как два различных вида. Но, чтобы окончательно выяснить этот вопрос, он вырастил бы растения из предполагаемых гибридных семян и нашел бы, что они — жалкие карлики, вполне стерильны и во всех других отношениях сходны с обычными гибридами. Он мог бы тогда утверждать, что он действительно доказал, согласно общепринятому взгляду, что его две разновидности такие же хорошие, отчетливо различающиеся виды, как всякий другой вид, но это было бы с его стороны абсолютной ошибкой.

Вышеприведенные факты относительно диморфных и триморфных растений очень важны по следующим соображениям: во-первых, они доказывают нам физиологический тест — пониженная фертильность как первых скрещиваний, так и гибридов не может служить надежным критерием для различения видов; во-вторых, мы можем заключить, что существует какая-то неизвестная связь между нефертильностью незаконных соединений и нефертильностью их незаконнорожденного потомства, и это приводит нас к распространению того же взгляда на первые скрещивания и на гибриды; в-третьих, мы находим, и это кажется мне особенно важным, что могут существовать две или три формы одного и того же вида и ничем не отличаться друг от друга по своему строению или конституции и в отношении внешних условий и все же быть стерильными, если их соединять известным образом.[17] В самом деле, мы должны помнить, что в данном случае к стерильности ведет соединение двух половых элементов у особей одной и той же формы, например двух особей с длинными столбиками, между тем как фертильным оказывается соединение половых элементов, свойственных двум различным формам. Следовательно, этот пример с первого взгляда представляется вполне обратным тому, что происходит при обычных соединениях особей одного вида и при скрещивании между различными видами. Однако сомнительно, чтобы это было действительно так; но я не буду распространяться об этом темном вопросе.

Как бы то ни было, из рассмотрения диморфных и триморфных растений мы можем сделать тот вероятный вывод, что стерильность различных видов при скрещивании и их гибридного потомства зависит исключительно от свойств их половых элементов, а не от какого-нибудь различия в их строении или общей конституции. К такому же заключению приводит нас рассмотрение реципрокных скрещиваний, при которых мужская особь одного вида не может быть соединена или соединяется лишь с величайшим трудом с женской особью другого вида, между тем как реципрокное скрещивание может быть достигнуто с величайшей легкостью. Такой превосходный наблюдатель, как Гертнер, также пришел к заключению, что виды при скрещивании стерильны вследствие различий, ограничивающихся их воспроизводительной системой.

Фертильность разновидностей при скрещивании и их поместного потомства не универсальна

В качестве подавляющего довода можно было бы сослаться на наличие существенного различия между видами и разновидностями, так как последние, как бы они ни отличались друг от друга по внешнему виду, скрещиваются между собой очень легко и дают вполне фертильное потомство. За несколькими исключениями, которые сейчас будут указаны, я вполне допускаю, что таково общее правило. Но этот вопрос связан с трудностями, потому что при изучении образовавшихся в естественных условиях разновидностей две формы, до тех пор считавшиеся разновидностями, как только оказываются хотя сколько-нибудь стерильными при скрещивании, большинством натуралистов сейчас же оцениваются как виды. Так, например, красный и синий курослепы, считавшиеся большинством ботаников за разновидности, в опытах Гертнера оказались совершенно стерильными при скрещивании, и потому он считает их за несомненные виды. Если мы, таким образом, будем аргументировать, оставаясь в этом замкнутом круге, то фертильность всех разновидностей, возникающих в природе, конечно, должна быть заранее допущена.

Если мы обратимся к разновидностям, действительно или предположительно возникшим при доместикации, то и здесь мы не освобождаемся от некоторых сомнений. В самом деле, если нам сообщают, например, что некоторые южноамериканские туземные собаки нелегко скрещиваются с европейскими собаками, то само собой каждому приходит на ум объяснение — и оно, вероятно, справедливо, что они произошли от видов, первоначально различных. Тем не менее полная фертильность столь многих домашних рас, например голубей или капусты, сильно отличающихся друг от друга по внешнему виду, — факт весьма замечательный, тем более если мы примем во внимание, как много видов совершенно стерильны при скрещивании, несмотря на весьма близкое сходство между ними. Однако различные соображения заставляют нас признать эту фертильность домашних разновидностей не столь уж замечательной. Во-первых, можно заметить, что степень внешних различий между двумя видами совсем не служит надежным показателем степени их взаимной стерильности, а потому подобные же различия у разновидностей также не могут быть надежным указанием.[18] Известно, что для видов причина кроется исключительно в различиях в состоянии их половой системы. Между тем изменяющиеся условия, которым были подвержены домашние животные и растения, столь мало склонны модифицировать воспроизводительную систему в направлении, приводящем к взаимной стерильности, что мы имеем достаточное основание принять прямо противоположное воззрение Палласа, а именно: подобные условия вообще устраняют эту наклонность, так что одомашненные потомки видов, которые в естественном состоянии, вероятно, были бы до некоторой степени стерильными при скрещивании, делаются вполне фертильными между собой. Что же касается растений, то культура столь мало возбуждает в них наклонность к стерильности при скрещивании различных видов, что в некоторых вполне достоверных

случаях, которых мы уже касались, известные растения испытали прямо противоположное воздействие: они делались неспособными к самооплодотворению, сохраняя в то же время способность оплодотворять другие виды и оплодотворяться ими. Если принять учение Палласа об устранении стерильности при помощи долго продолжающейся доместикации, а его едва ли можно отвергнуть, то становится крайне невероятным, чтобы подобные же условия, продолжавшиеся долго, могли вызвать эту наклонность, хотя в отдельных случаях они могут послужить причиной стерильности у видов, обладающих своеобразной конституцией. В этом, по моему мнению, заключается объяснение, почему у домашних животных не образовалось разновидностей, взаимно стерильных, почему у растений это наблюдалось лишь в немногих случаях, которые сейчас будут указаны.[18]

Действительная трудность обсуждаемого нами вопроса, как мне кажется, заключается не в том, почему домашние разновидности не сделались взаимно стерильными при скрещивании, а в том, почему стерильность вообще возникала у естественных разновидностей, как только они прочно изменялись в степени, достаточной, чтобы быть признанными видами. Мы далеки от того, чтобы точно знать причины, и это неудивительно, если принять во внимание, как глубоко наше неведение относительно нормальной и ненормальной деятельности воспроизводительной системы. Но мы понимаем, что виды благодаря их борьбе за существование с многочисленными соперниками должны были подвергаться в течение долгих периодов времени действию более однообразных условий, чем те, в которых находятся домашние разновидности, а это, конечно, может привести к большому различию в результате. В самом деле, мы знаем, как часто дикие животные и растения становятся стерильными, когда их изымают из их естественной обстановки и подвергают воздействию неволи, а воспроизводительные функции органических существ, постоянно живших в естественной обстановке, вероятно, точно так же будут весьма чувствительны к влиянию неестественного скрещивания. С другой стороны, домашние формы, как доказывает уже самый факт их доместикации, были с самого начала не очень чувствительны к переменам в их жизненных условиях и теперь обычно могут выносить без уменьшения фертильности частые перемены в условиях; поэтому можно было ожидать, что они образуют разновидности, мало подверженные опасному расстройству их производительных способностей при акте скрещивания с другими разновидностями, которые выведены подобным же образом.[19, 20]

До сих пор я вел рассуждение так, как будто разновидности одного и того же вида неизменно фертильны при скрещивании. Но невозможно отвергнуть доказательства существования некоторой степени стерильности в следующих немногих случаях, которые я вкратце изложу. Доказательства эти во всяком случае ничем не хуже тех, на основании которых мы убеждены в стерильности множества видов. Сверх того, они заимствованы из сообщений наших противников, которые во всех других случаях смотрят на фертильность и стерильность как на надежные критерии для различения видов. Гертнер содержал в течение нескольких лет

карликовую разновидность маиса с желтыми семенами и высокую разновидность с красными семенами, которые росли одна около другой в его саду; хотя эти растения раздельнополы, они никогда не скрещивались естественным образом. Он оплодотворил 13 цветков одной разновидности пыльцой другой, но оказалось, что только один початок принес семена, да и то всего лишь пять зерен. Манипуляция опыления не могла в этом случае оказать вредного действия, так как растения раздельнополы. Никто, я думаю, не заподозрит, что эти разновидности маиса — хорошие виды, и важно отметить то, что гибридные растения, полученные таким способом, оказались *вполне* фертильными, так что даже Гертнер не решился признать эти две разновидности за разные виды.

Жиру де Бюзаренг (Girou de Buzareingues) скрещивал три разновидности тыквы, которая, подобно маису, раздельнопола, и утверждает, что их взаимное оплодотворение идет тем труднее, чем крупнее различия между ними. Насколько можно полагаться на эти опыты, я не знаю, но формы, над которыми производились опыты, Сажрэ (Sageret) считает за разновидности, а он основывает свою классификацию главным образом на признаке стерильности; к такому же заключению пришел и Нодэн (Naudin).

Следующий случай гораздо замечательнее и на первый взгляд кажется невероятным, но он представляет собою результат изумительного числа опытов, производившихся в продолжение нескольких лет над девятью видами Verbascum и притом таким хорошим наблюдателем и таким враждебным свидетелем, как Гертнер; именно желтые и белые разновидности одного вида при скрещивании производят меньше семян, чем сходно окрашенные разновидности того же вида. Кроме того, он утверждает, что когда желтые и белые разновидности одного вида скрещиваются с желтыми и белыми разновидностями *другого* вида, то больше семян получается при скрещивании между цветками сходной окраски, чем при скрещивании различно окрашенных.[21] М-р Скотт (Scott) также производил опыты над видами и разновидностями Verbascum, и хотя он не находит возможным подтвердить результаты Гертнера относительно скрещивания различных видов, однако он приходит к выводу, что несходно окрашенные разновидности одного вида приносят меньше семян, чем сходно окрашенные разновидности, в отношении 86 к 100.[21] Однако эти разновидности не отличаются ничем, кроме окраски цветков, и одна разновидность иногда может быть выведена из семян другой.[22]

Кельрейтер, точность наблюдений которого была подтверждена всеми последующими наблюдателями, доказал замечательный факт, что одна особая разновидность обыкновенного табака более фертильна, чем другие разновидности, при скрещивании с одним широко отличающимся видом. Он производил опыты над пятью формами, которые обычно считаются за разновидности и которые он подвергал строжайшему испытанию, а именно путем реципрокных скрещиваний, причем пришел к заключению, что их помесное потомство вполне фертильно. Но одна из этих пяти разновидностей — играла ли она роль отца или матери — при скрещивании с Nicotiana glutinosa постоянно производила гибриды менее стерильные,

чем те, которые получались от скрещивания четырех других разновидностей с N. glutinosa. Как видно, воспроизводительная система одной этой разновидности была в известной мере и известным образом модифицирована.

Принимая во внимание эти факты, нельзя долее утверждать, что разновидности при скрещивании неизменно оказываются вполне фертильными. С большим трудом можно удостовериться в нефертильности разновидностей в природном состоянии, ибо предполагаемая разновидность, оказавшаяся сколько-нибудь нефертильной, почти всегда признается видом; далее, что человек заботится только о наружных признаках у своих домашних разновидностей и что эти последние не подвергаются в течение долгих периодов однообразным жизненным условиям: из этих различных соображений мы можем заключить, что фертильность при скрещиваниях не составляет коренного различия между разновидностями и видами. Обычная стерильность видов при скрещивании можно с уверенностью рассматривать не как особое приобретение или дар, а как нечто побочное при переменах неопределенного свойства в их половых элементах.

Сравнение гибридов и помесей независимо от их фертильности

Независимо от вопроса о фертильности, можно и во многих других отношениях сравнивать потомство, происшедшее от скрещивания видов и разновидностей. Гертнер, сильно желавший провести пограничную черту между видом и разновидностью, мог отыскать лишь очень мало, и как мне кажется, весьма несущественных различий между потомством видов, или так называемыми гибридами, и потомством разновидностей, или так называемыми помесями. А с другой стороны, они оказываются весьма сходными во многих важных отношениях.

Я лишь весьма кратко рассмотрю здесь этот вопрос. Самым важным различием служит то, что в первом поколении помеси более изменчивы, чем гибриды; но Гертнер допускает, что гибриды, происшедшие от видов, которые долго культивировались, часто изменчивы уже в первом поколении, и я сам видел поразительные примеры этого рода. Гертнер признает далее, что гибриды от двух весьма близкородственных видов изменчивее гибридов от весьма различных видов, а это показывает, что различие в степени изменчивости ступенчато сглаживается. Когда помеси и более фертильные гибриды размножаются в течение нескольких поколений, крайняя степень изменчивости их потомства в том и другом случае — факт общеизвестный; однако можно привести несколько отдельных примеров, когда и гибриды, и помеси долго сохраняют одни и те же признаки. Во всяком случае изменчивость помесей в последовательных поколениях, по-видимому, больше, чем у гибридов.

Эта бóльшая изменчивость помесей сравнительно с гибридами не представляется удивительной. В самом деле, родители помесей — разновидности и притом в большинстве случаев домашние (лишь немного опытов было произведено над естественными разновидностями), а этим уже под-

разумевается, что эта изменчивость недавнего происхождения и что она нередко будет продолжаться и усиливать ту изменчивость, которая возникает из самого акта скрещивания. Незначительная изменчивость гибридов в первом поколении в противоположность изменчивости в последующих поколениях — факт любопытный и заслуживает внимания. Действительно, он имеет отношение к моему взгляду на одну из причин обычной изменчивости, а именно, что воспроизводительная система, будучи крайне чувствительной к перемене жизненных условий, изменяет своей нормальной функции — производить потомство, во всех отношениях весьма сходное с родительскими формами. Гибриды же первого поколения произошли от видов (исключая виды, давно подвергающиеся культуре), воспроизводительная система которых не подвергалась каким-либо расстройствам, и они не изменчивы, но зато у самих гибридов воспроизводительная система серьезно расстроена, и их потомство весьма изменчиво.

Но вернемся к нашему сравнению помесей и гибридов. Гертнер указывает, что помеси более склонны, чем гибриды, возвращаться к признакам одной из родительских форм; но если это даже и верно, то различие здесь лишь в степени. Сверх того, Гертнер решительно утверждает, что гибриды растений, длительно культивируемых, более подвержены реверсии, чем гибриды между видами в природе; этим, вероятно, и объясняется странное различие в результатах, полученных разными наблюдателями; так, например, Макс Вихура сомневается в том, чтобы гибриды когда-нибудь возвращались к родительскому типу, а он производил опыты над дикими видами ивы; с другой стороны, Нодэн в весьма решительных выражениях настаивает на том, что наклонность гибридов к реверсии — почти всеобщее правило, а он производил опыты главным образом над культурными растениями. Гертнер утверждает далее, что если два вида, хотя бы и очень близких друг к другу, скрещиваются с третьим видом, то гибриды сильно разнятся друг от друга, между тем как если две сильно различающиеся разновидности одного вида скрещиваются с другим видом, то гибриды разнятся между собой не очень значительно. Но это заключение, насколько я могу судить, основывается лишь на одном опыте и, кажется, прямо, противоречит результатам нескольких опытов Кельрейтера.

Вот и все те несущественные различия между растительными гибридами и помесями, которые мог указать Гертнер. С другой стороны, степень и характер сходства помесей и гибридов с их родителями, в особенности тех гибридов, которые произошли от близкородственных видов, следуют, по Гертнеру, одинаковым законам. При скрещивании двух видов один из них иногда обладает большей способностью сообщать гибриду сходство с собой. То же, я полагаю, свойственно и разновидностям растений; у животных эта преобладающая способность одной разновидности перед другой также, без сомнения, встречается часто. Гибридные растения, происшедшие от реципрокного скрещивания, обычно обладают весьма близким сходством; то же можно сказать и о помесях растений, полученных от реципрокного скрещивания. Как гибриды, так и помеси можно возвращать к чистой форме одного из родителей путем повторных скрещиваний в последующих поколениях с одной из родительских форм.

Все эти замечания, конечно, приложимы к животным, но в этом случае вопрос значительно усложняется, отчасти вследствие существования вторичных половых признаков, в особенности же вследствие того, что один пол преимущественно перед другим обладает способностью придавать сходство с собою как при скрещивании одного вида с другим, так и при скрещивании двух разновидностей. Так, например, я полагаю, что правы те авторы, которые утверждают, что осел имеет преобладающую силу над лошадью, вследствие чего и мул, и лошак более сходны с ослом, чем с лошадью; но это преобладание выражено сильнее у осла, чем у ослицы, так что мул — результат скрещивания осла и кобылы — более похож на осла, чем лошак — результат скрещивания ослицы и жеребца.

Некоторые авторы придавали большое значение тому предполагаемому факту, будто только у помесей потомки не обладают промежуточными признаками и очень близко схожи с одним из родителей; но это иногда случается и с гибридами, хотя, я согласен, гораздо реже, чем с помесями. Если присмотреться близко к собранным мною примерам, когда животные, происшедшие от скрещивания разных форм, близко походили на одного из родителей, то оказывается, что сходство ограничивается главным образом признаками, почти уродливыми по своему виду и появившимися внезапно, каковы альбинизм, меланизм, отсутствие хвоста или рогов, лишние пальцы или зубы, и не касается признаков, постепенно приобретенных путем отбора. Наклонность к внезапной реверсии к одной из родительских форм также должна встречаться гораздо чаще у помесей, которые происходят от разновидностей, нередко возникающих внезапно и имеющих полууродливый характер, чем у гибридов, которые произошли от видов, возникших медленным и естественным путем. В общем я вполне согласен с д-ром Проспером Лукасом (Prosper Lucas), который, разобрав огромное количество фактов, касающихся животных, приходит к заключению, что законы сходства детеныша с родителями одни и те же, разнятся ли эти последние больше или меньше друг от друга, т. е. будут ли скрещиваться особи одной разновидности, или различных разновидностей, или разных видов.

Помимо вопроса о фертильности и стерильности во всех других отношениях, по-видимому, существует общее и близкое сходство между потомствами скрещивающихся видов и скрещивающихся разновидностей. Если считать, что виды специально сотворены, а разновидности образовались в силу вторичных законов, это сходство способно возбудить удивление. Но оно находится в полной гармонии с воззрением, по которому нет различия по существу между видами и разновидностями.

Краткий обзор

Первые скрещивания между формами, достаточно различными, чтобы считаться видами, и их гибриды весьма часто, но не всегда стерильны. Эта стерильность представляет всевозможные степени и часто так незначительна, что самые тщательные наблюдатели приходили к диаметрально

противоположным заключениям, классифицируя формы на основании этого показателя. Стерильность врожденна, неоднородна у особей одного вида и весьма чувствительна к влиянию благоприятных и неблагоприятных условий. Степень стерильности не находится в строгой зависимости от систематического родства, но определяется различными любопытными и сложными законами. Она вообще различна, а иногда и очень широко различна при реципрокных скрещиваниях между двумя видами. Она не всегда одинакова по степени при первом скрещивании и у гибридов, происшедших от него.

Точно так же при прививке деревьев способность одного вида или разновидности прививаться к другому является побочной при различиях неизвестного свойства в их вегетативной системе; точно так же и при скрещивании бо́льшая или меньшая способность одного вида соединяться с другим является побочной при неизвестных различиях в их воспроизводительной системе. Полагать, что виды одарены различными степенями стерильности специально для того, чтобы предотвратить их скрещивание и слияние в природе, так же мало оснований, как и думать, что деревья одарены различными и в некоторых отношениях аналогичными степенями неспособности к взаимной прививке специально для того, чтобы предотвратить их срастание в наших лесах.

[23]Стерильность первых скрещиваний и их гибридного потомства не была приобретена путем естественного отбора.[23] В случае первых скрещиваний она, по-видимому, зависит от различных обстоятельств; в некоторых случаях причиной главным образом служит ранняя смерть зародыша. У гибридов она зависит, очевидно, от того, что вся их организация была расстроена соединением в ней двух различных форм; она, по-видимому. близкородственна со стерильностью, так часто поражающей чистые виды, когда они подвергаются действию новых и неестественных жизненных условий. [24]Тот, кто может объяснить эти последние случаи, тот сможет объяснить и стерильность гибридов.[24] Это воззрение находит себе сильную поддержку и в параллелизме двух групп явлений, а именно: с одной стороны, слабые перемены в жизненных условиях усиливают крепость и фертильность всех органических существ, а с другой — скрещивание форм, которые находились в слегка различных жизненных условиях или сделались различными, благоприятно действует на размеры, силу и фертильность их потомства. [25]Приведенные выше факты стерильности незаконных соединений диморфных и триморфных растений и их незаконнорожденного потомства, быть может, делают вероятным то, что во всех этих случаях какая-то неизвестная связь соединяет степени стерильности первых соединений со степенью стерильности их потомства. Рассмотрение этих фактов диморфизма, а также результатов реципрокных скрещиваний явно приводит нас к заключению, что первичная причина стерильности скрещивающихся видов заключается лишь в различиях между их половыми элементами. Но почему у различных видов эти большие или меньшие модификации половых элементов, ведущие к взаимной стерильности, сделались обычным явлением, мы не знаем; однако это, кажется, стоит в довольно тесной связи с тем, что виды в продолжение долгих периодов

времени подвергались влиянию почти однообразных жизненных условий.[25]

Неудивительно, что трудность скрещивания каких-либо двух видов и стерильность их гибридного потомства в большинстве случаев соответствуют друг другу, хотя и обусловливаются различными причинами: и то, и другое зависит от совокупности различий между скрещивающимися видами. Неудивительно также, что легкость первого скрещивания и фертильность получающихся при этом гибридов, а также способность прививаться друг к другу, хотя эта последняя способность, очевидно, зависит от крайне разнообразных обстоятельств, до известных пределов идут параллельно с систематическим родством форм, над которыми ведется опыт, ибо в понятие о систематическом родстве мы включаем всевозможные черты сходства.

Первые скрещивания между формами, которые заведомо принадлежат к числу разновидностей или достаточно сходны, чтобы считаться за таковые, и происходящие от них помеси по большей части, но не всегда, как столь часто утверждали, фертильны. Эта почти всеобщая и полная фертильность также неудивительна, если вспомнить, как легко мы попадаем в ложный круг доказательств в вопросе о́ разновидностях в природе, и если мы вспомним, что бо́льшая часть разновидностей возникла в домашнем состоянии при помощи отбора чисто внешних отличий и что они не подвергались в течение долгого времени влиянию однообразных жизненных условий. Следует также в особенности не забывать того, что продолжительная доместикация ведет к устранению стерильности, и потому маловероятно, что она и породила это самое качество. [26]Независимо от вопроса о фертильности, во всех других отношениях замечается весьма близкое общее сходство между гибридами и помесями — в их изменчивости, способности поглощать друг друга путем частых скрещиваний и в способности наследовать признаки обеих родительских форм.[26] Итак, хотя нам неизвестна точная причина стерильности первых скрещиваний и гибридов и также неизвестно, почему животные и растения, удаленные из их естественной обстановки, становятся стерильными, однако факты, приведенные в этой главе, как мне кажется, не противоречат убеждению, что виды первоначально существовали как разновидности.

Глава X

О НЕПОЛНОТЕ ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ЛЕТОПИСИ

Об отсутствии в настоящее время промежуточных разновидностей. — О природе вымерших промежуточных разновидностей; об их количестве. — О течении времени, как это следует из скорости денудации и отложения осадков. — О течении времени, как это оценивается годами. — О бедности наших палеонтологических коллекций. — О перерывах в геологических формациях. — О денудации гранитных областей. — Об отсутствии промежуточных разновидностей в любой формации. — О внезапном появлении групп видов. — Об их внезапном появлении в самых нижних из известных нам слоев, содержащих ископаемые остатки. — Древность обитателей Земли.

В VI главе я перечислил главные возражения, которые вполне основательно могли бы быть сделаны против защищаемых в этой книге взглядов. Большинство их нами уже рассмотрено. Одно из них представляет совершенно очевидную трудность для этих взглядов, а именно: обособленность видовых форм и отсутствие между ними бесчисленных связующих звеньев. Я указал, почему такие связующие звенья обычно не встречаются в настоящее время при обстоятельствах, по-видимому весьма благоприятных для их наличия, именно в обширной и непрерывной [extensive] области с постепенно меняющимися физическими условиями. Я старался показать, что жизнь каждого вида более существенно зависит от присутствия других уже установившихся органических форм, чем от климата, и что, следовательно, подлинно руководящие условия жизни не сменяются путем совершенно нечувствительных переходов, как температура или влажность. Я старался также показать, что промежуточные разновидности из-за их меньшей численности по сравнению с формами, которые они связывают, мало-помалу будут вообще вытеснены и истреблены, по мере того как идет дальнейшая модификация и усовершенствование. Однако главная причина того, что бесчисленные промежуточные звенья не встречаются теперь повсеместно в природе, зависит от самого процесса естественного отбора, посредством которого новые разновидности непрерывно вытесняют свои родоначальные формы и становятся на их место. Но ведь в таком случае количество существовавших когда-то промежуточных разновидностей должно быть поистине огромным в соответствии с тем огромным масштабом, в каком совершается процесс истребления. Почему же в таком случае каждая геологическая формация и каждый слой не переполнены такими промежуточными звеньями?

Действительно, геология не открывает нам такой вполне непрерывной цепи организмов, и это, быть может, наиболее очевидное и серьезное возражение, которое может быть сделано против теории. Объяснение этого обстоятельства заключается, как я думаю, в крайней неполноте геологической летописи.

Прежде всего нужно всегда иметь в виду, какого рода промежуточные формы должны были, согласно теории, некогда существовать. Когда я рассматриваю какие-нибудь два вида, мне трудно преодолеть в себе желание создать в воображении формы, промежуточные *непосредственно* между этими двумя видами. Но это совершенно неправильная точка зрения; мы должны всегда ожидать формы, промежуточные между каждым данным видом и его общим, но неизвестным предком, а предок, конечно, должен был чем-нибудь отличаться от всех своих модифицированных потомков. Вот простая иллюстрация этого: трубастый голубь и дутыш оба произошли от скалистого голубя; если бы мы обладали всеми промежуточными разновидностями, когда-либо существовавшими, мы имели бы совершенно непрерывный ряд переходов между каждой из этих форм и скалистым голубем, но мы не имели бы разновидностей, промежуточных непосредственно между трубастым голубем и дутышем; не имели бы, например, формы, совмещающей в себе несколько распущенный хвост и немного раздутый зоб, — эти характерные признаки двух только что упомянутых пород. Мало того, эти две породы настолько модифицированы, что путем простого сравнения строения этих пород и скалистого голубя C. livia невозможно было бы определить, произошли ли они от этого вида или от какой-нибудь другой близкой формы, например C. oenas, если бы у нас не было исторических или каких-либо косвенных доказательств относительно их происхождения.

То же и с естественными видами; если мы рассматриваем сильно различающиеся формы, например лошадь и тапира, мы не имеем никаких оснований предполагать, что существовали когда-нибудь звенья, промежуточные непосредственно между ними, но можем думать, что они существовали между каждой из этих форм и их неизвестным общим предком. Этот общий предок должен был иметь во всей своей организации много сходного и с тапиром, и с лошадью, но некоторыми чертами своего строения он мог значительно отличаться от обоих этих животных, может быть, даже больше, чем они отличаются один от другого. Поэтому во всех подобных случаях мы были бы не в состоянии распознать родоначальную форму каких-нибудь двух или нескольких видов, даже если бы подробно сравнили строение родоначальной формы и ее модифицированных потомков; нам удалось бы это лишь в том случае, если бы мы располагали в то же время почти полной цепью промежуточных звеньев.

Согласно теории, вполне возможно, что одна из двух ныне живущих форм произошла от другой, например лошадь от тапира; в этом случае существовали промежуточные звенья непосредственно между ними. Но такой случай должен предполагать, что одна из форм оставалась в продолжение очень долгого периода неизменной, в то время как ее потомство претерпело глубокое изменение; но принцип конкуренции между

одним организмом и другим, между детьми и родителями допускает такой результат крайне редко, так как всегда новые и более совершенные формы жизни склонны вытеснить старые и менее совершенные.

По теории естественного отбора все ныне живущие виды были связаны с родоначальным видом каждого рода не большими различиями, чем те, которые мы видим между естественными и одомашненными разновидностями одного и того же вида в настоящее время; эти родоначальные виды, ныне в большинстве случаев вымершие, были в свою очередь подобным же образом связаны с более древними формами и так далее назад в глубь веков, постоянно сходясь к общему предку каждого большого класса. Таким образом, количество промежуточных и переходных звеньев между всеми живущими ныне и вымершими видами должно было быть непостижимо велико. И, конечно, если только эта теория верна, все они существовали на земле.

О течении времени, как это следует из скорости отложения осадков и размеров денудации

Независимо от того, что мы не находим ископаемых остатков этих безгранично многочисленных связующих звеньев, можно, пожалуй, возразить, что не хватило бы времени на изменение органического мира в таких размерах, если все такие изменения совершались медленно. Мне трудно представить читателю, не занимающемуся практически геологией, факты, позволяющие дать хотя бы слабое представление о течении времени. Тот, кто, прочтя великое произведение сэра Чарлза Лайелля «Principles of Geology», которое будущий историк признает как совершившее революцию в естественных науках, все же не захочет допустить всю громадность истекших периодов времени, пусть тотчас же закроет этот том. Но далеко еще не достаточно изучить «Principles of Geology» или читать специальные трактаты различных наблюдателей об отдельных формациях и заметить, как каждый автор стремится предложить неадекватную идею о продолжительности каждой формации или даже каждого пласта.[1] Мы можем получить лучшее представление о прошедшем времени путем изучения факторов в действии и исследуя, как глубоко была денудирована поверхность суши и какие массы осадков были отложены. Протяжение и мощность наших осадочных формаций представляют, как хорошо заметил Лайелль, результат и меру той денудации, которой подвергалась земная кора.[1] Поэтому-то и нужно видеть собственными глазами огромные толщи нагроможденных один на другой слоев, наблюдать ручейки, несущие вниз мутный ил, волны, подтачивающие обрывы морского берега, чтобы сколько-нибудь понять течение времен, памятники которых мы видим повсюду вокруг нас.[1]

Поучительно бродить вдоль морского берега, сложенного из не слишком твердых пород, и наблюдать процесс разрушения. Прилив в большинстве случаев доходит до скал лишь на короткое время два раза в день, и волны подтачивают их лишь тогда, когда они несут с собою песок и

гальку, так как чистая вода, конечно, не в состоянии стачивать породу. Когда, наконец, основание скалы подрыто, огромные глыбы низвергаются вниз; оставаясь неподвижными, они разрушаются атом за атомом, пока не уменьшатся настолько, что начнут перекатываться волнами и, таким образом, быстрее раздробляться на гальку, песок или ил. Но как часто мы видим вдоль подножия отступающих скалистых обрывов округленные валуны, со всех сторон одетые сплошным покровом из морских организмов, указывающим, как медленно идет разрушительная работа прибоя и как редко эти валуны перекатываются волнами! Однако, проследив на протяжении нескольких миль линию скалистых береговых обрывов, подвергающихся разрушению, мы убедимся, что только местами, на коротком протяжении или вокруг какого-нибудь выступа, можно в настоящее время наблюдать процесс разрушения береговых скал. По виду поверхности и характеру растительности можно заключить, что прошли целые годы с того времени, когда вода подрывала здесь основание скал.

[2]В недавнее время, однако, мы узнали, благодаря исследованиям Рамзи (Ramsay), продолжившего работу многих превосходных наблюдателей — Джукса (Jukes), Гейки (Geikie), Кроулла (Croll) и других, что разрушение поверхности суши атмосферными факторами представляет процесс гораздо более важный, чем разрушение морского берега или работа морских волн. Вся поверхность суши подвергается химическому действию атмосферы и дождевой воды с растворенной в ней углекислотой, а в холодных странах — и действию мороза; разъединенное этой работой вещество сносится сильным дождем вниз даже по слабым склонам, а также, особенно в сухих областях, и ветром в большей степени, чем это обычно предполагают; далее оно переносится потоками и реками, которые, если они быстры, углубляют свои русла и перетирают обломки. В дождливый день даже в местности со слабоволнистой поверхностью мы видим в мутных ручьях, сбегающих с каждого склона, результаты разрушительной работы атмосферы. М-ры Рамзи и Уитикер (Whitaker) показали — и это весьма замечательное наблюдение, — что большие гряды в Вельдской области, а также и идущие поперек Англии, принимавшиеся прежде за древний морской берег, не могли иметь такого происхождения, потому что каждая из этих гряд состоит из одной и той же формации, тогда как наши прибрежные скалы всюду состоят из разных сменяющих одна другую формаций. Раз это так, мы должны допустить, что утесы обязаны своим происхождением главным образом тому, что породы, из которых они сложены, лучше противостояли разрушительной работе атмосферы, чем прилежащая поверхность; вследствие этого прилежащая местность мало-помалу понижалась, а линии более твердых пород сохранялись в виде возвышений. Ничто не оставляет в нашем сознании более глубокого впечатления о течении времени, соответственно нашему понятию о времени, чем приобретенное таким образом представление о значении атмосферных факторов, кажущихся столь ничтожными по силе и действующих так медленно, но приводящих к столь важным результатам.[2]

Получив, таким образом, представление о той медленности, с какой суша разрушается работой атмосферы и прибоем волн, поучительно

для оценки продолжительности минувшего времени, с одной стороны, представить себе те массы породы, какие были удалены с поверхности многих обширных областей, а с другой стороны, толщину наших осадочных формаций. Я вспоминаю, как сильно я был поражен видом вулканических островов, которые были изъедены работой волн и берега которых со всех сторон обрывались отвесными скалами в тысячу и две тысячи футов высотой; это было тем более поразительно, что пологий склон потоков лавы, обусловленный ее прежним состоянием, с первого взгляда указывал, как далеко твердые каменные пласты продолжались когда-то в открытый океан. Такую же историю, но еще более понятным языком, рассказывают нам сдвиги — эти большие разломы, вдоль которых слои приподнялись по одну сторону или опустились по другую на высоту или глубину в тысячи футов; действительно, с тех пор, как раскололась земная кора и произошло это смещение слоев, внезапное, или, как теперь думает большинство геологов, медленное и происходившее в несколько приемов, земная поверхность была до такой степени выровнена, что теперь не видно снаружи никакого следа этих колоссальных смещений. Пеннинский сдвиг, например, имеет более 30 миль в длину, и на этом протяжении вертикальное смещение слоев колеблется в пределах от 600 до 3000 футов. Проф. Рамзи описал сдвиг в Энглеси со смещением слоев в 2300 футов, и он же сообщает мне, что он вполне уверен в существовании в Мерионетшире сдвига в 12 000 футов; несмотря на это, во всех упомянутых случаях на поверхности земли нет ничего, что указывало бы на столь громадные передвижения, так как толщи пород по обе стороны разлома срезаны под один уровень.

[3]С другой стороны, во всех частях света толщи осадочных пород имеют изумительную мощность.[3] В Кордильерах я наблюдал массу конгломерата толщиной в 10 000 футов; и хотя конгломераты кумулировались, по всей вероятности, быстрее, чем более мелкозернистые осадки, однако, состоя из обтертых и округленных галек, из которых каждая несет на себе печать времени, они могут служить наглядным свидетельством того, насколько медленно должна была нагромождаться их масса.[4] Проф. Рамзи сообщил мне, какова максимальная мощность последовательных формаций в различных частях Великобритании, определенная в большинстве случаев непосредственным измерением; вот результаты этих измерений.

	Футы
Палеозойские слои (не включая изверженных пород)	57154
Вторичные [мезозойские слои]	13190
Третичные слои	2240

Это составляет вместе 72 584 фута, т. е. приблизительно 13 и три четверти английские мили. Некоторые формации, развитые в Англии в виде тонких слоев, представляют на континенте толщи в тысячи футов мощностью. Сверх того, в пределах каждой последовательной формации существуют, согласно мнению большинства геологов, перерывы огромной продолжительности. Таким образом, колоссальная толща осадочных

пород Англии дает только приблизительное представление о времени, в течение которого они кумулировались.[5] Размышление обо всем этом оставляет в уме такое же впечатление, как и напрасные попытки составить себе ясное представление о вечности.

[6]Однако это впечатление не совсем верно. М-р Кроулл в одной интересной статье замечает, что мы ошибаемся не тогда, «когда составляем себе слишком преувеличенное понятие о продолжительности геологических периодов», а тогда, когда оцениваем их годами. Когда геолог останавливает свое внимание на обширных и сложных явлениях и потом смотрит на цифры, изображающие несколько миллионов лет, то впечатление, возникающее при этом в уме, бывает в том и другом случае различно и цифры кажутся с первого взгляда слишком малы. Вычисляя известное количество осадка, ежегодно сносимого некоторыми реками, соответственно тем площадям, с которых этот осадок поступает в реки, м-р Кроулл доказывает, что если иметь в виду денудацию атмосферными факторами, то для постепенного разрушения и сноса слоя твердой породы в 1000 футов толщиной со среднего уровня всей площади нужно шесть миллионов лет. Вывод этот кажется изумительным, и некоторые соображения приводят нас к предположению, не слишком ли преувеличена эта цифра, но если даже мы уменьшим ее вдвое или вчетверо, результат все-таки останется поразительным. Немногие из нас, впрочем, знают, что на самом деле представляет собой миллион; м-р Кроулл дает следующую иллюстрацию этого: возьмите узкую полоску бумаги в 83 фута и 4 дюйма длиной и протяните ее вдоль большой залы; затем отметьте на одном конце этой ленты десятую часть дюйма. Эта десятая часть дюйма будет представлять собою сто лет, а вся лента — миллион лет. Что касается предмета настоящего сочинения, не следует забывать, что означают эти сто лет, изображенные такой крайне ничтожной мерой в зале вышеуказанных размеров. Некоторые выдающиеся животноводы в продолжение своей жизни в такой степени модифицировали некоторых из высших животных, что они вызвали образование того, что заслуживает названия новой подпороды, хотя высшие животные размножаются значительно медленнее, чем бóльшая часть низших животных. Немногие люди тщательно заботились о каком-нибудь стаде на протяжении более полустолетия, так что столетие выражает собой последовательную работу двух таких животноводов. Нельзя предполагать, что изменение видов в природе всегда протекает так быстро, как преобразование домашних животных под руководством методического отбора. Во всяком случае более уместно сравнение с результатами бессознательного отбора, т. е. сохранения наиболее полезных или наиболее красивых животных без всякого намерения модифицировать породу; а посредством такого процесса бессознательного отбора многие породы заметно преобразовывались в продолжение двух или трех столетий.

Изменение видов протекает, вероятно, гораздо медленнее, и в пределах одной и той же страны только немногие претерпевают такое изменение одновременно. Эта медленность происходит оттого, что все обитатели одной и той же страны уже так хорошо адаптированы один к другому, что

новые места в экономии природы открываются через длинные промежутки времени, благодаря всякого рода физическим переменам или из-за иммиграции новых форм. Более того, вариации или индивидуальные различия соответствующего свойства, благодаря которым некоторые из обитателей могли бы быть лучше приспособлены к их новым местам, когда условия меняются, могут и не возникнуть тотчас же. К сожалению, у нас нет средств определить мерою годов, какой нужен период времени, чтобы вид был модифицирован; но нам придется еще вернуться к вопросу о времени.[6]

О бедности наших палеонтологических коллекций

Обратимся теперь к нашим наиболее богатым геологическим музеям. Что за жалкую картину они собой представляют! Что наши коллекции неполны, с этим все согласны. Никогда не следует забывать замечания Эдварда Форбза, этого замечательного палеонтолога, что очень многие ископаемые виды были установлены и теперь известны по единственному и нередко неполному экземпляру или по немногим экземплярам, собранным на небольшом пространстве. Лишь небольшая часть земной поверхности была исследована геологически, и ни одна местность не исследована с достаточной полнотой, что доказывают важные открытия, которые ежегодно делаются в Европе. Совершенно мягкие организмы совсем не могут сохраниться. Раковины и кости разрушаются и исчезают, если остаются на дне моря в тех местах, где осадки не отлагаются. Мы, вероятно, сильно ошибаемся, если думаем, что осадки отлагаются почти по всему дну моря настолько быстро, чтобы ископаемые остатки могли быть засыпаны и сохраниться. На огромном протяжении океана яркий синий цвет воды свидетельствует о ее чистоте. Известны многие случаи, указывающие, что какая-нибудь формация была, после перерыва огромной продолжительности, соответственно покрыта другой, более поздней формацией, так что нижележащий слой не потерпел за этот промежуток времени разрушения; это можно, по-видимому, объяснить только тем, что дно морское нередко остается на долгие времена в неизменном положении. Остатки, погребенные в песке или гравии, после поднятия слоев обычно растворяются благодаря просачиванию дождевой воды, содержащей в себе углекислоту. Некоторые из тех многих родов животных, которые населяют морское побережье между уровнем прилива и отлива, сохраняются, по-видимому, лишь в редких случаях. Например, некоторые виды Chthamalinae (подсемейство сидячих усоногих раков) повсеместно в бесчисленном множестве покрывают прибрежные скалы; все они строго прибрежные животные, кроме одного средиземноморского вида, живущего на больших глубинах, и этот-то вид был найден в ископаемом состоянии в Сицилии, тогда как никакой другой вид до сих пор не встречался в отложениях третичной системы, но в настоящее время известно, что род Chthamalus существовал в меловой период. [7]Наконец, многие мощные толщи осадков, требовавшие весьма продолжительного времени до своего отло-

жения, совершенно лишены органических остатков, и причина этого явления остается для нас непонятной; один из поразительнейших примеров этого представляет флиш — формация, состоящая из сланцев и песчаников в несколько тысяч, местами до шести тысяч футов толщиной, тянущаяся на протяжении по крайней мере 300 миль от Вены к Швейцарии; в этой формации, несмотря на самые тщательные поиски, не было найдено никаких ископаемых, кроме немногих растительных остатков.[7]

Что касается наземных форм, живших в течение вторичного [мезозойского] и палеозойского периодов [эр], нечего и говорить, что наши сведения о них в высшей степени отрывочны. Например, достаточно сказать, что до недавнего времени не было найдено ни одной наземной раковины, принадлежащей какому-либо из этих громадных отрезков времени, если не считать одного вида, открытого сэром Ч. Лайеллем и д-ром Досоном (Dawson) в каменноугольных слоях Северной Америки; но теперь наземные раковины найдены в лейясе. По отношению к остаткам млекопитающих один взгляд на историческую таблицу, приведенную в «Руководстве» Лайелля, докажет лучше, чем целые страницы подробностей, насколько случайно и редко они сохраняются. И эта редкость их неудивительна, если вспомнить о том, как много было найдено костей третичных млекопитающих или в пещерах, или в озерных отложениях, и о том, что ни одна пещера и ни одно несомненное озерное отложение неизвестны ни среди вторичных [мезозойский], ни среди палеозойских формаций.

Но неполнота геологической летописи в значительной степени зависит от другой, более важной причины, чем все упомянутые выше, а именно: разные формации отделены одна от другой большими промежутками времени. [8]Это мнение горячо поддерживалось многими геологами и палеонтологами, которые, подобно Э. Форбзу, совсем не верят в изменчивость видов.[8] Когда мы смотрим на ряд формаций, расположенных в виде таблиц в геологических сочинениях, или когда мы прослеживаем их в природе, нам трудно отрешиться от мысли, что они следуют без перерыва одна за другой. Но мы знаем, например по знаменитому сочинению сэра Р. Мерчисона (R. Murchison) о России, какие пробелы существуют в этой стране между налегающими одна на другую формациями; то же самое известно и о Северной Америке и о многих других странах. Самый опытный геолог, если бы он сосредоточил свое внимание исключительно на этих больших областях, никогда не заподозрил бы, что в те периоды, о которых не осталось памятников в его собственной стране, кумулировались в других местах мощные толщи осадков, заключающих в себе новые и своеобразные формы жизни. И если в каждой отдельной стране нельзя составить почти никакого представления о продолжительности времени, протекшего между последовательными формациями, то можно заключить отсюда, что и нигде нельзя определить это. Частые и значительные перемены в минералогическом составе следующих одна за другой формаций обычно указывают на значительные перемены в географии окружающих стран, откуда происходил осадочный материал, и подтверждают то мнение, что в пределах каждой формации протекли громадные промежутки времени.

Мы можем, я думаю, видеть, почему геологические формации каждой страны почти всегда оказываются перемежающимися, т. е. не следовали без перерыва одна за другой. Когда я прослеживал на протяжении многих сотен миль берега Южной Америки, поднявшиеся на несколько сотен футов в течение недавнего периода, едва ли какой-либо другой факт поразил меня более, чем отсутствие каких бы то ни было недавних отложений, достаточно значительных, чтобы было чему сохраниться даже за короткий геологический период. Вдоль всего западного берега, у которого живет своеобразная морская фауна, третичные слои так слабо развиты, что от различных своеобразных морских фаун, сменявших здесь одна другую, вероятно, не сохранится до отдаленных времен никаких памятников. Небольшое размышление разъяснит нам, почему вдоль поднимающегося западного побережья Южной Америки нигде нельзя найти значительных формаций с современными или третичными остатками, несмотря на то, что количество приносимого в течение веков осадка должно было бы быть весьма велико благодаря гигантскому разрушению прибрежных скал и впадению в море мутных потоков. Объясняется это, без сомнения, тем, что осадки прибрежной и сублиторальной полосы постоянно смываются, коль скоро они, следуя за медленным и постепенным поднятием страны, вступают в область разрушительного действия берегового прибоя.

Можно, кажется, заключить отсюда, что только чрезвычайно мощные, плотные или огромные массы осадка могут устоять против непрестанного действия прибоя во время первого своего поднятия и во время последующих колебаний морского уровня, а также и против наступающей в дальнейшем разрушительной работы атмосферы. Такие мощные и обширные скопления осадка могут образоваться двояким образом: либо в глубоких пучинах моря, и в этом случае морское дно не будет так богато населено разнообразными формами жизни, как более мелкое море, и масса осадка, будучи поднята, даст лишь неполное представление об организмах, населявших в период его отложения соседнюю область моря; либо осадок значительной мощности и протяжения может отлагаться на медленно понижающемся дне мелкого моря. В этом последнем случае море должно оставаться мелким и представлять условия, благоприятные для многих и разнообразных форм во все время, пока скорость опускания и быстрота накопления осадка почти уравновешивают одна другую, и таким образом может отложиться формация, богатая ископаемыми и достаточно мощная, чтобы устоять против той сильной денудации, которой она подвергнется, когда поднимется.

Я убежден, что почти все наши древние формации, в которых преобладают толщи, *богатые ископаемыми*, образовались таким образом при оседании. Со времени опубликования моих взглядов на этот предмет в 1845 г. я не переставал следить за успехами геологии и с удивлением замечал, как один автор за другим, говоря то об одной, то о другой большой формации, приходили к заключению, что она отлагалась при оседании. Я могу прибавить к этому, что только одна древняя третичная формация на западном берегу Южной Америки, представляющая толщу, настолько

значительную, что она устояла от разрушения, которому до сих пор подвергалась, но которая едва ли сохранится до сколько-нибудь отдаленного геологического периода, эта формация отлагалась в период колебания уровня и поэтому приобрела значительную мощность.

Все геологические факты ясно указывают нам, что каждая область подвергалась многочисленным медленным колебаниям уровня, и, по-видимому, эти колебания захватывали большие пространства. Следовательно, формации, богатые ископаемыми и достаточно мощные и обширные, чтобы противостоять последующему разрушению, могли в периоды опускания образоваться в обширных областях, но только там, где количество приносимого осадка было достаточно, чтобы глубина моря продолжала оставаться незначительной и чтобы остатки заносились и сохранялись, прежде чем они успеют разрушиться. С другой стороны, пока дно моря остается неподвижным, мощные отложения не могут кумулироваться в мелководных областях, наиболее благоприятных для жизни. Еще менее это возможно в промежуточные периоды поднятия или, вернее сказать, уже накопленные к тому времени слои должны обычно подвергаться разрушению, по мере того как они поднимаются и попадают в сферу действия морского прибоя.

[9]Эти замечания относятся главным образом к прибрежным и сублиторальным отложениям. Что касается обширного, но неглубокого моря, какое например существует в пределах большей части Малайского архипелага, где глубина колеблется от 30 или 40 до 60 фатомов, там может образоваться в период поднятия формация обширного протяжения, которая не подвергнется значительной денудации во время своего медленного поднятия; но мощность такой формации не может быть велика, так как она благодаря движению поднятия должна быть меньше, чем глубина, на которой она образовалась; отложение это не будет также очень уплотнено и не будет прикрыто вышележащими формациями, благодаря чему весьма вероятно, что оно будет смыто разрушительной работой атмосферы и морским прибоем во время последующих колебаний уровня. Впрочем, м-р Хопкинз (Hopkins) высказал мнение, что если некоторая часть области поднимается и, прежде чем подвергнется денудации, станет вновь опускаться, то толща осадков, образовавшихся в период поднятия, хотя бы и незначительная, может затем оказаться покрытой новыми отложениями и, таким образом, сохраниться на долгие времена.

М-р Хопкинз выражает также мнение, что осадочные слои значительного горизонтального протяжения лишь в редких случаях нацело разрушались. Но все геологи, за исключением тех немногих, которые признают, что наши теперешние метаморфические сланцы и магматические породы образовали когда-то первичное ядро Земли, согласятся, что с поверхности этих пород срезаны толщи огромного протяжения, когда-то их покрывавшие. В самом деле, едва ли возможно допустить, что подобные породы могли отвердеть и кристаллизоваться, оставаясь непокрытыми; впрочем, если процесс метаморфизма происходил на больших океанических глубинах, прежний защитный покров этих пород не должен был достигать значительной мощности. Допустив теперь, что гнейс, слюдяной

сланец, гранит, диорит и т. д. некогда были обязательно покрыты, как можем мы объяснить себе, что теперь эти породы обнажены на обширных пространствах в различных частях света, помимо предположения, что все покрывавшие их слои были впоследствии полностью денудированы? Что такие обширные области действительно существуют, в этом не может быть сомнения; гранитная область Парима, согласно описанию Гумбольдта (Humboldt), по крайней мере в 19 раз больше Швейцарии. К югу от Амазонки на карте Буэ показана область, сложенная из пород этого типа и равная Испании, Франции, Италии, части Германии и Великобритании, вместе взятым. Эта область еще не была обстоятельно исследована, но, по единогласному свидетельству путешественников, гранитные породы там чрезвычайно широко распространены; так, фон Эшвеге (Eschwege) дает детальный разрез этих пород, начинающийся от Рио-де-Жанейро и тянущийся по прямой линии внутрь страны на 260 географических миль; я сам проехал по другому направлению и на расстоянии 150 миль не видал ничего, кроме гранитных пород. Я исследовал многочисленные образцы, собранные вдоль всего берега от Рио-де-Жанейро до устья Ла-Платы на протяжении 1100 географических миль, и все они оказались принадлежащими к этому классу пород. Внутри страны, вдоль всего северного берега Ла-Платы, я наблюдал помимо поздних третичных пластов только один небольшой участок слабометаморфизированных пород, которые могли представлять собой только остаток первоначального покрова гранитной серии. Обращаясь к хорошо известной области, именно к Соединенным Штатам и Канаде, и пользуясь прекрасной картой, составленной проф. Г. Д. Роджерзом (H. D. Rogers), я вычислил площади, вырезая их из карты и взвешивая бумагу, и нашел, что метаморфические (исключая «полуметаморфические») и гранитные породы превосходят в отношении 19 к 12.5 все более поздние палеозойские формации, взятые вместе. Во многих странах метаморфические и гранитные породы оказались бы значительно более распространенными, чем они кажутся теперь, если бы была удалена вся толща осадочных слоев, которая несогласно залегает на них и которая не могла составлять части того первоначального покрова, под которым они кристаллизовались. Следовательно, вполне вероятно, что в некоторых частях света целые формации были полностью денудированы и от них не осталось никакого следа.[9]

[10]Здесь заслуживает внимания еще одно замечание. Во время периодов поднятия область суши и примыкающая к ней область мелководья увеличиваются, и при этом часто могут возникать новые стации; а все это, как было разъяснено раньше, благоприятствует образованию новых разновидностей и видов; но именно к этим периодам и относятся обычно пробелы в геологической летописи. С другой стороны, во время опускания обитаемая площадь и число обитателей должны сокращаться (за исключением форм, живущих у берегов континента, начинающего распадаться на архипелаг) и, следовательно, во время опускания должно происходить усиленное вымирание и лишь немногие разновидности или виды могут возникнуть вновь; а именно в эти-то периоды опускания и кумулировались осадки, наиболее богатые ископаемыми.[10]

Об отсутствии многочисленных промежуточных разновидностей в каждой отдельной формации

На основании всех этих соображений нельзя сомневаться в том, что геологическая летопись, рассматриваемая в целом, в высшей степени неполна; но если обратить внимание на каждую формацию в отдельности, весьма трудно понять, почему мы не находим в ней связующих переходных разновидностей между родственными видами, жившими в ее начале и в ее конце. Известны многие примеры, когда разновидности одного и того же вида встречаются в верхней и нижней частях одной и той же формации; так, Траутшольд (Trautschold) приводит значительное число примеров в отношении аммонитов, а Хильгендорф (Hilgendorf) описал весьма интересный случай, где десять форм Planorbis multiformis представляют градуальные переходы в последовательных слоях одной пресноводной формации в Швейцарии. Хотя каждая формация, бесспорно, требовала огромного числа лет для своего отложения, тем не менее можно привести многие причины, объясняющие, почему каждая из них обычно не заключает в себе непрерывных переходов связующих звеньев между видами, жившими в начале ее и в конце; но я не могу в надлежащей мере оценить относительное значение нижеследующих соображений.

Хотя каждая формация может обозначать собой весьма длинный ряд лет, но каждая из них, вероятно, коротка сравнительно с периодом времени, необходимым для изменения одного вида в другой. Мне известно, что два палеонтолога, мнения которых заслуживают полного уважения, именно Бронн и Вудуард (Woodward), пришли к заключению, что средняя продолжительность каждой формации вдвое или втрое превосходит среднюю продолжительность существования видовых форм. Но непреодолимые трудности препятствуют нам, как мне кажется, прийти к сколько-нибудь надежному выводу в этом отношении. Встречая какой-нибудь вид впервые в середине отложений данной формации, в высшей степени опрометчивым будет заключать отсюда, что он не существовал где-нибудь и ранее. И точно так же, замечая, что какой-нибудь вид исчезает, прежде чем были отложены последние слои формации, столь же опрометчиво предполагать, что он именно тогда вымер. Мы забываем, насколько мала площадь Европы сравнительно со всей земной поверхностью; но и в пределах Европы различные ярусы одной и той же формации еще не сопоставлены между собой вполне точно.

Относительно всевозможных морских животных мы можем смело утверждать, что здесь в широких размерах имели место миграции, вызывавшиеся климатическими и другими переменами; и когда мы видим, что вид впервые появляется в какой-нибудь формации, мы можем считать вероятным, что он в это время только впервые иммигрировал в эту область. Например, хорошо известно, что некоторые виды появились несколько раньше в палеозойских слоях в Северной Америке, чем в тех же слоях в Европе; по-видимому, потребовалось известное время для их миграции из американских морей в европейские. При изучении позднейших отложений в разных частях света было замечено, что некоторые ныне жи-

вущие виды обычны в данном отложении, но исчезли в соседнем море, или, наоборот, что некоторые виды в настоящее время изобилуют в соседнем море, но редки или совсем отсутствуют в данном отложении. В высшей степени поучительно рассмотреть многие вполне доказанные случаи миграции обитателей Европы в продолжение ледниковой эпохи, которая представляет только часть целого геологического периода, а также и поразмыслить об изменениях морского уровня, о крайних переменах климата и об огромной продолжительности времени — все в пределах того же ледникового периода. Можно, однако, сомневаться в том, что в какой-нибудь части света непрерывно отлагались осадочные слои, *заключающие в себе ископаемые остатки*, в течение всего этого периода в одной и той же области. Невероятно, например, чтобы осадки отлагались в продолжение всего ледникового периода близ устья Миссисипи в пределах той глубины, на которой морские животные могут наилучше развиваться, так как мы знаем, что в других частях Америки за этот самый промежуток времени совершились большие географические перемены. Когда те самые слои, которые отложились в неглубоком море близ устья Миссисипи в продолжение некоторой части ледникового периода, подвергнутся поднятию, органические остатки будут, вероятно, впервые появляться и исчезать на различных уровнях вследствие миграций видов и географических перемен. И в отдаленном будущем геолог, изучая эти слои, будет склонен прийти к заключению, что средняя продолжительность существования организмов, погребенных в этих слоях, была меньше, чем продолжительность ледникового периода, тогда как на самом деле она значительно больше, так как эти организмы начали существовать еще до ледникового периода и существуют по настоящее время.

Для того чтобы можно было получить полную серию градаций между двумя формами из верхней и нижней частей одной и той же формации, отложение должно было кумулироваться непрерывно в продолжение долгого периода, достаточного для медленного процесса их модификаций; следовательно, отложение должно иметь весьма значительную мощность и претерпевающие изменения виды должны были жить все это время в той же самой области. Но мы видели, что мощная формация, содержащая ископаемые во всей своей толще, может кумулироваться только в течение периода опускания, и для того, чтобы глубина оставалась приблизительно одинаковой, что необходимо для того, чтобы одни и те же морские виды могли жить на одном и том же пространстве, быстрота кумуляции осадка должна приблизительно уравновешивать быстроту опускания. Но этот самый процесс опускания имеет следствием погружение той области, откуда доставляется материал для осадка, и, таким образом, количество доставляемого материала уменьшается, тогда как опускание все продолжается. В действительности это почти точное соответствие между количеством приносимого осадка и быстротой опускания представляет, вероятно, редкую случайность, так как было замечено многими палеонтологами, что очень мощные отложения обычно не содержат ископаемых организмов и что последние встречаются только близ верхней или близ нижней границы таких отложений.

По-видимому, и каждая отдельная формация, подобно целой серии формаций какой-нибудь страны, обычно представляет собой перемежающееся напластование. Когда мы наблюдаем, как это весьма нередко случается, формацию, сложенную из слоев весьма различного минералогического состава, мы вправе предположить, что в процессе отложения ее были большие или меньшие перерывы. Но даже самое внимательное исследование какой-нибудь формации не дает нам никакого представления о продолжительности времени, какое необходимо было для ее отложения. Можно привести много примеров того, что слои всего в несколько футов толщиною представляют собою формации, имеющие в других местах мощность в тысячи футов и требовавшие для своей кумуляции огромного периода времени; и, однако, никто не заподозрил бы, не зная этого факта, какому огромному промежутку времени соответствует эта менее мощная формация. Можно указать многие случаи, когда нижние слои какой-либо формации были приподняты, подверглись денудации, вновь опустились и были покрыты верхними слоями той же формации — факты, указывающие на то, что продолжительные, но легко ускользающие от внимания перерывы имели место при отложении таких слоев. В других случаях большие ископаемые деревья, еще сохранившие вертикальное положение, в котором они росли, дают нам ясные указания на многие длинные промежутки времени и на изменение уровня страны в продолжение процесса отложения, о чем мы и не догадывались бы, если бы не сохранились эти деревья; так, сэр Ч. Лайелль и д-р Доусон нашли в Новой Шотландии угленосные слои в 1400 футов мощностью с древними, содержащими корни прослойками, которые заметны одна над другой не менее как на 68 различных уровнях. Таким образом, когда один и тот же вид встречается в основании, в средних слоях и в верхних горизонтах какой-нибудь формации, весьма вероятно, что он не жил в одном и том же месте в продолжение всего периода отложения, но исчезал и вновь появлялся и, быть может, неоднократно, пока длился один и тот же геологический период. Следовательно, если этот вид претерпел значительное изменение во время отложения одной геологической формации, один ее разрез не будет заключать в себе все тонкие промежуточные градации, которые, согласно нашей теории, должны были существовать, но будет заключать внезапные, хотя, быть может, и незначительные преобразования этой формы.

Чрезвычайно важно помнить, что натуралисты не имеют золотого правила, при помощи которого можно было бы различать виды и разновидности; они допускают некоторую слабую изменчивость каждого вида, но когда они встречают несколько большие различия между какими-нибудь двумя формами, они считают обе эти формы за отдельные виды, если только они не принуждены связать их вместе очень близкими промежуточными градациями, а на это, по только что изложенным причинам, весьма редко можно рассчитывать, имея дело с одним каким-либо геологическим разрезом. Предположим, что B и C представляют собою два вида, а третий, A, найден в более древнем лежащем ниже слое; если бы даже A был строго промежуточным между B и C, он был бы просто признан

за третий, отчетливо отличающийся вид, если только в то же самое время он не оказался тесно связанным промежуточными разновидностями с одной или с обеими формами. Не следует, однако, забывать, как это было уже объяснено, что хотя бы A и был действительным прародителем B и C, из этого еще не следует непременно, чтобы он был во всех отношениях строго промежуточным между ними. Таким образом, мы можем получить родоначальный вид и некоторых модифицированных потомков из нижних и верхних слоев одной и той же формации, и если только мы не имеем многочисленных последовательных переходных форм, мы можем и не догадаться о существовании между ними кровного родства и сочтем их, следовательно, за различные виды.

Известно, на основании каких незначительных отличий многие палеонтологи установили свои виды; и они делают это еще охотнее, если экземпляры происходят из различных подразделений одной и той же формации. Некоторые опытные конхиологи низводят теперь на степень разновидностей многие из очень хороших видов, установленных Д'Орбиньи (D'Orbigny) и другими; и в этом мы, конечно, находим некоторое указание на изменение, которое, согласно нашей теории, должно быть обнаружено.[11] Обратимся еще раз к поздним третичным отложениям, содержащим многие раковины, идентичные, по мнению большинства натуралистов, с ныне живущими видами; некоторые превосходные натуралисты, как Агассиц (Agassiz) и Пикте (Pictet), утверждают, что все эти третичные виды представляют собой хорошо различимые виды, хотя и допускают, что их отличия невелики; таким образом, если только не предположить, что эти выдающиеся натуралисты были введены в заблуждение собственным воображением и что верхнетретичные виды в сущности ничем не отличаются от своих ныне живущих заместителей, или если не допустить, вопреки мнению большинства натуралистов, что все эти третичные виды действительно отличаются от нынешних, то мы имеем здесь указание на часто встречающиеся слабые модификации нужного качества.[11] Если обратиться к несколько большим промежуткам времени, именно к различным, но последовательным ярусам одной и той же большой формации, мы увидим, что погребенные в них ископаемые, хотя и признаются всеми за различные виды, более тесно связаны между собой, чем виды, находимые в формациях, дальше отстоящих друг от друга; так что и здесь мы встречаем несомненное свидетельство в пользу изменения в том направлении, какое требуется теорией; но к этому последнему вопросу я еще вернусь в следующей главе.

По отношению к животным и растениям, которые быстро размножаются и мало передвигаются, есть основание предполагать, как это мы видели раньше, что их разновидности первоначально бывают обычно приурочены к одной местности; такие локальные разновидности распространены неширoко и вытесняют родоначальные формы только после своей модификации и усовершенствования в довольно значительной степени. Согласно этой точке зрения, мало вероятности открыть в одной формации какой бы то ни было страны все прежние переходные градации между какими-нибудь двумя формами, так как можно предположить, что после-

довательные изменения имели локальный характер, т. е. совершались в пределах одной ограниченной местности. Морские животные большей частью широко распространены, и мы видели, что среди растений наиболее богаты разновидности те, которые распространены наиболее широко; также вполне вероятно, что те моллюски и другие морские животные, которые наиболее широко распространены далеко за пределами известных в Европе геологических формаций, чаще давали начало сперва локальным разновидностям, а потом и новым видам; а это опять-таки значительно понижает нашу возможность проследить переходные ступени в какой-нибудь одной геологической формации.

[12]Можно указать и еще одно более важное соображение, высказанное недавно д-ром Фолкнером (Falconer) и приводящее к тому же заключению, именно, что период, в продолжение которого каждый вид подвергался модифицированию, хотя и очень продолжительный, если измерять его годами, был, вероятно, короток по сравнению с тем временем, в течение которого вид не подвергался какому-либо изменению.[12]

Не следует забывать, что в настоящее время, располагая для исследования полными экземплярами, мы лишь в редких случаях можем связать две формы промежуточными разновидностями, и, таким образом, доказать их принадлежность к одному и тому же виду до тех пор, пока не будет собрано много экземпляров из разных местностей; а по отношению к ископаемым видам это редко бывает возможно. Невероятность нашей способности связывать между собой виды посредством многочисленных нечувствительных переходных ископаемых звеньев мы, вероятно, лучше всего осознаем, если спросим: будет ли, например, геолог в будущем в состоянии доказать, что наши разнообразные породы рогатого скота, овец, лошадей и собак произошли от одного корня или от нескольких аборигенных корней; то же применительно к известным морским моллюскам, которые живут у берегов Северной Америки и которые считаются одними конхиологами за особые виды, отличные от их европейских представителей, а другими только за разновидности — являются ли они действительно только разновидностями или, как говорят, различны в видовом отношении. Это будет возможно для будущего геолога лишь в том случае, если он откроет в ископаемом состоянии многочисленные переходные градации промежуточного характера, а это в высшей степени невероятно.

[13]Авторы, верящие в неизменяемость видов, снова и снова не переставали утверждать, что геология вообще не обнаруживает никаких связующих форм. Это утверждение, как мы увидим в ближайшей главе, совершенно ошибочно. По замечанию сэра Дж. Лаббока (J. Lubbock), «каждый вид представляет связующее звено между другими родственными формами». Если мы возьмем род, состоящий из двух десятков видов, современных и вымерших, и уничтожим из них четыре пятых, то оставшиеся виды, без всякого сомнения, будут значительно более отличаться один от другого. Если между уничтоженными таким образом формами окажутся крайние формы, самый род будет тогда более обособлен от других родственных ему родов. В действительности геологическими исследованиями еще не обнаружено существование в прежние времена бесчисленных гра-

даций, настолько же тонких, как между современными разновидностями которые связывают воедино почти все существующие и вымершие виды. Но этого нельзя и ожидать, и все же оно неоднократно выдвигалось в качестве наиболее серьезного возражения против моих взглядов.[13]

Быть может, было бы уместно заключить предшествующие замечания о причинах неполноты геологической летописи следующей воображаемой иллюстрацией. Малайский архипелаг по величине почти равен Европе от Нордкапа до Средиземного моря и от Великобритании до России и, следовательно, равен по протяжению всем геологическим формациям, которые были сколько-нибудь обстоятельно изучены, за исключением формаций Соединенных Штатов Америки. Я вполне согласен с м-ром Годуин-Остеном (Godwin-Austen), что современное состояние Малайского архипелага с его многочисленными большими островами, разделенными широкими, но неглубокими морями, вероятно, представляет нам то состояние, в каком находилась Европа в то время, когда происходило отложение большей части наших формаций. Малайский архипелаг — одна из областей, наиболее богатых органическими существами; однако, если бы собрать все виды, которые когда-либо здесь жили, насколько неполно представили бы они естественную историю всего мира!

Но мы имеем все основания думать, что наземное население архипелага могло бы сохраниться лишь в крайне неполном виде в тех формациях, отложение которых, как мы предполагаем, происходило там. Там могли бы быть погребены лишь немногие из числа животных в строгом смысле прибрежных или таких, которые живут на голых подводных скалах, а те из них, которые погребены в гравии или песке, не могли бы сохраниться до отдаленной эпохи. Всюду, где осадки не кумулируются на дне моря или где они кумулируются недостаточно быстро, чтобы органические тела могли оказаться защищенными от разрушения, ископаемые остатки и вовсе не сохраняются.

Формации, богатые разнообразными ископаемыми и достаточно мощные, чтобы сохраниться до эпохи, настолько же от нас отдаленной в будущем, насколько в прошедшем отдалены от нас вторичные [мезозойские] формации, могли бы обыкновенно образоваться в архипелаге только в периоды опускания. Эти периоды опускания должны были отделиться один от другого огромными промежутками времени, в продолжение которых данная область либо оставалась неподвижной, либо поднималась; но во время поднятия формации с ископаемыми на обрывистых берегах должны были разрушаться непрерывным действием морского прибоя почти так же быстро, как они кумулировались, пример чего мы теперь видим у берегов Южной Америки. Даже в обширных и мелководных морях архипелага осадочные слои в периоды поднятия едва ли могли кумулироваться значительными массами или покрыться защитным покровом последующих отложений и, таким образом, обеспечить себе вероятность сохранения до очень отдаленных будущих времен. В периоды опускания здесь должно было происходить, вероятно, в значительных размерах массовое вымирание; в периоды поднятия здесь, вероятно, было бы значительное изменение, но геологическая летопись не могла быть особенно полной.

Можно усомниться в том, что продолжительность какого бы то ни было большого периода опускания на всем протяжении архипелага или в его части и одновременной с этим кумуляции осадков превосходила среднюю продолжительность существования одних и тех же видовых форм, а это составляет необходимое условие для сохранения всех последовательных градаций между двумя или несколькими видами. Если не все подобные переходы сохранились, переходные разновидности должны просто казаться новыми, хотя и близкородственными видами. Вероятно также, что каждый большой период опускания должен был прерываться колебаниями уровня и что в эти продолжительные периоды должны были происходить и некоторые климатические изменения; при этих условиях обитатели архипелага должны были мигрировать и в какой бы то ни было формации не могли сохраниться строго последовательные памятники их модификаций.

Весьма многие из морских обитателей архипелага ныне распространены на тысячи миль за его пределы, и по аналогии мы имеем полное право думать, что главным образом именно эти широко распространенные виды или по крайней мере некоторые из них должны были чаще всего давать новые разновидности; а разновидности первоначально были локальными, т. е. были ограничены в своем распространении одним данным местом; однако если они обладали каким-либо решительным преимуществом или продолжали дальше модифицироваться и улучшаться, то они должны были медленно распространяться и вытеснять родоначальные формы. Если такие разновидности возвращались на свою древнюю родину, они почти однородно, хотя, быть может, и в очень слабой степени, должны были отличаться от своего прежнего состояния; к тому же они должны были быть погребены в различных, хотя и очень близких горизонтах одной и той же формации; на этом основании и согласно тем правилам, какими руководятся многие палеонтологи, их должны были признавать за новые и хорошо различающиеся виды.

Итак, если есть доля истины в этих замечаниях, мы не имеем права рассчитывать на возможность найти в наших геологических формациях бесконечное число тех хороших переходных форм, какими, согласно нашей теории, все прежние и современные виды одной и той же группы были связаны в одну длинную и разветвленную цепь жизни. Мы должны ожидать лишь наличие немногих звеньев, и их мы действительно находим; из них одни более отдаленно, другие более тесно связаны между собой; как бы ни были близки между собой такие звенья, но если только они находятся в различных ярусах одной и той же формации, считаются многими палеонтологами за различающиеся виды. Я не скрываю, что и не подозревал бы, насколько скудны геологические памятники в наилучше сохранившихся геологических разрезах, если бы отсутствие бесчисленных переходных звеньев между видами, жившими в начале и в конце каждой формации, не было столь веским аргументом против моей теории.

О внезапном появлении целых групп родственных видов

Многие палеонтологи, например Агассиц, Пикте и Седжвик (Sedgwick), настойчиво указывали на внезапное появление в некоторых формациях целых групп видов как на фатальное возражение против идеи о трансмутации видов. Если бы многочисленные виды, принадлежащие одним и тем же родам или семействам, действительно сразу начинали свое существование, этот факт был бы фатальным для теории эволюции путем естественного отбора. В самом деле, развитие этим путем группы форм, которые все происходят от некоторого общего прародителя, должно было представлять процесс крайне медленный и прародители должны были жить намного раньше своих модифицированных потомков. Но мы всегда преувеличиваем степень полноты геологической летописи и из того факта, что некоторые роды или семейства не были найдены ниже известного яруса, неправильно заключаем, что они и не существовали ранее этого яруса. Во всяком случае положительным указаниям палеонтологии можно вполне доверять, тогда как отрицательные данные не имеют значения, как это нередко и подтверждалось фактически. Мы постоянно забываем, насколько велик мир в сравнении с той областью, в которой наши геологические формации были тщательно исследованы; мы забываем, что группы видов могли где-нибудь долгое время существовать и медленно размножаться, прежде чем они появились в древних архипелагах Европы и Соединенных Штатов. Мы не принимаем в достаточной степени в соображение те промежутки времени, какие отделяют наши последовательные формации одну от другой и которые во многих случаях были, быть может, более продолжительны, чем время, потребное для отложения каждой формации. Эти промежутки предоставляли достаточно времени для увеличения числа видов, происшедших от одной родоначальной формы, и в следующей за этим формации такие группы видов могут появиться вдруг, как бы созданные внезапно.

Я хочу напомнить здесь одно замечание, сделанное мною раньше, а именно, что может потребоваться длинный ряд веков для адаптации организма к некоторому новому и своеобразному образу жизни, например к летанию по воздуху, и, следовательно, переходные формы часто должны были на долгое время ограничиваться в своем распространении какой-нибудь одной областью; но раз такая адаптация совершилась и немногие виды приобрели таким образом большое преимущество над другими организмами, достаточно уже сравнительно короткого времени для возникновения многих дивергировавшихся форм, которые быстро и широко распространяются по всему миру. Проф. Пикте в своем превосходном разборе данного сочинения говорит о ранних переходных формах и взял для примера птиц; он не может себе представить, каким образом последовательные модификации передних конечностей их предполагаемого прототипа могли составлять в каком-нибудь отношении преимущество. Однако обратим внимание на пингвинов Южного океана: не находятся ли передние конечности этих птиц как раз в таком промежуточном состоянии, что они «ни лапы, ни крылья»? Между тем эти птицы победо-

носно отстаивают свое место в битве за жизнь, так как они встречаются в бесчисленном количестве и во многих формах. Я не предполагаю, что мы имеем здесь действительно переходные ступени, через которые прошли крылья птиц; но какую особую трудность встретим мы, допустив возможность того, что какому-нибудь модифицированному потомку пингвина было выгодно приобрести способность сперва перемещаться, хлопая крыльями по водной поверхности, подобно тому, как это делает толстоголовая утка, а в конце концов и подниматься над водой и переноситься в воздухе?

Я приведу теперь несколько примеров, поясняющих вышеприведенные замечания, и покажу, каким образом мы рискуем впасть в ошибку, предполагая, что целые группы видов возникли внезапно. Даже за такой короткий промежуток времени, какой протек между первым и вторым изданиями большого палеонтологического сочинения Пикте, изданного в 1844—1846 и в 1853—1857 гг., наши сведения о первом появлении и исчезновении некоторых групп животных значительно модифицировались, а третье издание потребует, вероятно, еще дальнейших перемен. Я могу напомнить хорошо известный факт, что во всех геологических руководствах, изданных всего несколько лет назад, говорилось, что млекопитающие внезапно появились в начале третичного периода. А в настоящее время одно из богатейших известных нам местонахождений ископаемых млекопитающих относится к середине вторичного периода [мезозойской эры], и, кроме того, несомненные млекопитающие были открыты в новом красном песчанике, относящемся почти к самому началу этой великой серии. Кювье не раз высказывал убеждение, что ни в одном из третичных пластов нет ископаемых обезьян, а теперь ископаемые виды открыты в Индии, Южной Америке и Европе, даже в таких глубоких слоях, как миоценовые. [14]Если бы не редкие случаи сохранения отпечатков ног в новом красном песчанике Соединенных Штатов, кто мог бы предположить, что в этот период существовало по крайней мере 30 различных птицеобразных животных, причем некоторые из них гигантских размеров? В этих слоях не было найдено ни одного обломка кости. Еще не так давно палеонтологи держались того мнения, что весь класс птиц появился внезапно в эоценовый период, а теперь мы знаем, по свидетельству проф. Оуэна, что птица несомненно существовала в эпоху отложения верхнего зеленого песчаника; а совсем недавно в юрских сланцах Золенгофена была найдена странная птица Archaeopteryx, с длинным, как у ящерицы, хвостом, на каждом позвонке которого сидела пара перьев, и с крыльями, снабженными двумя свободно выступающими когтями.[14, 15] Это открытие едва ли не яснее всякого другого показало, как мало мы еще знаем о древних обитателях Земли.[15]

Я могу привести еще один пример, которого я сам был свидетелем и который поэтому особенно поразил меня. В своем труде об ископаемых сидячих Cirripedia я исходил из следующего: большое число ныне живущих и вымерших третичных видов; необыкновенное богатство особей у многих видов, распространенных по всему свету от арктических областей до экватора и живущих в разных зонах глубины, от верхней границы

прилива до 50 фатомов; прекрасная сохранность экземпляров даже в древнейших третичных слоях; возможность распознать даже обломок створки этого животного; основываясь на всех этих обстоятельствах, я утверждал, что если бы ископаемые Cirripedia существовали во вторичных [мезозойских] периодах, они несомненно сохранились бы и были бы найдены; а так как ни один вид не был тогда открыт в слоях этого возраста, то я заключил отсюда, что эта большая группа внезапно развилась в начале третичной серии. Это сильно смущало меня, прибавляя, как я тогда думал, еще лишний пример внезапного появления большой группы видов. Но как только моя работа появилась в свет, один опытный палеонтолог г-н Боске (Bosquet) прислал мне рисунок прекрасного экземпляра несомненного сидячего усоногого, которого он сам извлек из меловых отложений Бельгии. И как будто для того, чтобы сделать случай возможно более удивительным, это оказался Chthamalus, очень обычный, крупный и повсюду распространенный род, ни один вид которого до тех пор не был найден даже в каком-либо третичном пласте. Совсем недавно одна Pyrgoma, представительница особого подсемейства сидячих Cirripedia, была открыта м-ром Вудуардом (Woodward) в верхнем мелу, так что в настоящее время у нас имеются достаточные доказательства существования этой группы животных во вторичном периоде [мезозойской эре].

Особенно часто упоминаемый палеонтологами пример внезапного появления целой группы видов представляют костистые рыбы, появляющиеся, по свидетельству Агассица, в нижних слоях мелового периода. Эта группа заключает в себе громадное большинство ныне живущих видов. Но некоторые юрские и триасовые формы теперь всеми признаются за принадлежащие к костистым рыбам; и даже некоторые палеозойские формы были помещены в эту группу одним высоким авторитетом. Если бы костистые рыбы действительно внезапно появились в северном полушарии в начале меловой формации, это был бы в высшей степени замечательный факт, но он представил бы непреодолимое затруднение лишь в том случае, если бы можно было доказать, что в тот же самый период виды костистых рыб внезапно и одновременно развились в других частях света. Почти излишне отмечать, что едва ли хоть одна ископаемая рыба была найдена по ту сторону экватора, и, просматривая «Палеонтологию» Пикте, можно убедиться, что в некоторых формациях Европы известно лишь весьма небольшое число их видов. Некоторые семейства рыб имеют теперь ограниченное распространение; костистые рыбы могли прежде иметь такое же ограниченное распространение, и после того, как они достигли значительного развития в каком-нибудь одном море, они могли широко распространиться. Мы не имеем никакого права предполагать, что моря на земном шаре всегда так же свободно сообщались друг с другом от юга до севера, как в настоящее время. Даже и в наши дни, если бы Малайский архипелаг преобразился в сушу, тропическая часть Индийского океана образовала бы обширный и совершенно замкнутый бассейн, в котором какая-нибудь большая группа морских животных могла бы размножаться; она оставалась бы здесь замкнутой, пока некоторые виды не сделались бы адаптированными к более холодному климату и не получили бы возмож-

ность обогнуть южные мысы Африки или Австралии и таким образом достигнуть других, отдаленных морей.

Основываясь на этих соображениях и принимания во внимание наше незнание геологии других стран, лежащих вне пределов Европы и Соединенных Штатов, а также и революции в наших палеонтологических познаниях, вызванные открытиями последних 12 лет, мне, кажется, было бы слишком смело догматически утверждать последовательность органических форм во всем свете; это было бы подобно поведению какого-нибудь натуралиста, который, высадившись на пять минут на пустынном берегу Австралии, начал бы затем рассуждать о количестве и распространении ее форм.

О внезапном появлении групп родственных видов в самых нижних из известных нам слоев, содержащих ископаемые

Есть еще подобная же трудность, и еще более серьезная. Это то обстоятельство, что виды, принадлежащие к различным главным подразделениям животного царства, внезапно появляются в самых нижних из известных нам пород с ископаемыми остатками. Бо́льшая часть аргументов, которые привели меня к убеждению, что все ныне существующие виды одной и той же группы произошли от одного прародителя, применимы с одинаковой силой и к древнейшим известным нам видам. Нельзя, например, сомневаться в том, что все кембрийские и силурийские трилобиты произошли от какого-нибудь одного Crustacean, которое должно было существовать задолго до кембрийского периода и которое, вероятно, сильно отличалось от всех известных нам животных. Некоторые из наиболее древних животных, например Nautilus, Lingula и др., мало отличаются от нынешних видов, и, согласно с нашей теорией, нельзя предположить, чтобы эти древние виды были прародителями всех относящихся к этим группам видов, которые появились впоследствии, так как они ни в какой степени не являются промежуточными между ними по своим признакам.[17]

Следовательно, если эта теория верна, не может быть сомнения в том, что, прежде чем отложился самый нижний кембрийский слой, прошли продолжительные периоды, столь же продолжительные или, вероятно, еще более продолжительные, чем весь промежуток времени между кембрийским периодом и нашими днями, и что в продолжение этих огромных периодов мир изобиловал живыми существами. [18]Здесь мы встречаемся с серьезным возражением, так как кажется сомнительным, чтобы земля существовала достаточно продолжительное время в состоянии, благоприятном для обитания на ней живых существ. Сэр У. Томпсон (W. Thompson) приходит к заключению, что отвердение земной коры едва ли могло произойти менее чем за 20 или более чем за 400 миллионов лет назад и произошло, вероятно, не меньше чем за 98 и не больше чем за 200 миллионов лет. Очень широкие пределы показывают, насколько сомнительны эти данные, и, возможно, что впоследствии в решение этой проблемы будут

введены и другие элементы. М-р Кролл полагает, что около 60 миллионов лет протекло со времени кембрийского периода, но это, судя по малому изменению органических форм со времени начала ледниковой эпохи, кажется очень коротким временем для тех многих и значительных перемен жизни, которые несомненно произошли со времени кембрийской формации; и предшествовавшие этому 140 миллионов лет едва ли можно признать достаточными для развития разнообразных форм жизни, которые уже существовали в кембрийский период. Вероятно, впрочем, как настойчиво указывает и сэр Уильям Томпсон, что мир в очень ранний период претерпевал более быстрые и более резкие перемены своих физических условий, чем те, которые совершаются ныне; а эти перемены должны были вызывать в соответствующей степени и изменения у организмов, тогда существовавших.[18]

На вопрос, почему мы не находим богатых ископаемых отложений, относящихся к этим предполагаемым древнейшим периодам, предшествовавшим кембрийской системе, я не могу дать удовлетворительного ответа. Некоторые выдающиеся геологи, с сэром Р. Мерчисоном во главе, были до последнего времени убеждены, что мы видим в органических остатках самого нижнего силурийского слоя первую зарю жизни. Другие высококомпетентные судьи, как Лайелль и Э. Форбз, оспаривали такое мнение. Мы не должны бы забывать, что только небольшая часть мира исследована обстоятельно. Не так давно г-н Барранд (Barrande) прибавил еще один, более низкий ярус, обильный новыми и оригинальными видами, к тем, какие были известны в силурийской системе, а теперь м-р Хикс (Hicks) нашел в южном Уэльсе слои, богатые трилобитами и заключающие разнообразные формы моллюсков и аннелид, еще ниже, в нижней кембрийской формации. [19, 20]Присутствие фосфоритовых сростков и битуминозного вещества даже в самых нижних азойских породах, вероятно, указывает на существование жизни в эти периоды, а существование Eozoon в лаврентьевской формации в Канаде является общепризнанным. В Канаде существуют три большие серии под силурийской системой, и Eozoon найден в самой нижней из них. Сэр У. Лоуган (W. Logan) утверждает, что их «совокупная мощность, быть может, далеко превосходит мощность всех последующих пород от основания палеозойской серии до настоящего времени. Мы, таким образом, проникаем вглубь до периода, столь отдаленного, что появление так называемой примордиальной фауны Барранде можно было бы считать за сравнительно недавнее событие». Eozoon принадлежит классу животных, наиболее низкоорганизованных, но он высоко организован для своего класса; он существовал в несметном количестве и, как заметил д-р Досон (Dawson), несомненно питался другими мелкими органическими существами, которые должны были жить в огромных количествах.[20] Таким образом, оказались справедливыми слова, в которых я высказал в 1859 г. предположение о существовании живых существ задолго до кембрийского периода и которые оказались почти тождественными с теми, которые позже высказал сэр У. Лоуган. Тем не менее весьма велика трудность подыскать какое-нибудь подходящее объяснение отсутствию мощных скоплений слоев, богатых ископаемыми,

ниже кембрийской системы. Кажется маловероятным, чтобы самые древние слои были совершенно разрушены денудацией или чтобы их ископаемые были совершенно уничтожены процессом метаморфизма; действительно, если бы это было так, мы имели бы только незначительные остатки формаций, непосредственно следующих за ними по возрасту, и они всегда оказывались бы отчасти в метаморфизированном состоянии. Однако имеющиеся у нас описания силурийских отложений на обширных территориях в России и Северной Америке не подтверждают предположения, что чем древнее формация, тем более она подверглась процессам денудации и метаморфизма.

Этот случай нужно пока признать необъяснимым и, возможно, на него справедливо указывать как на действительный аргумент против защищаемых здесь взглядов. Впоследствии он может получить какое-либо объяснение, и, чтобы это показать, я предложу следующую гипотезу. Находимые в различных формациях Европы и Северной Америки остатки организмов имеют такой характер, что нельзя предполагать их существование на больших глубинах; а наряду с этим мощность остатков, из которых состоят эти формации, измеряется милями; основываясь на этих фактах, мы можем заключить, что вблизи нынешних континентов Европы и Северной Америки все время существовали большие острова или площади суши, доставлявшие материал для образования осадков.[21] Совершенно такое же предположение было недавно высказано Агассицом и другими.[21] Но мы не знаем, каково было положение вещей в промежутки между различными последовательными формациями; представляли ли Европа и Соединенные Штаты в эти промежутки сушу, или прибрежную подводную поверхность, на которой осадки не отлагались, или дно открытого и бездонного моря.

Обращаясь к современным океанам, занимающим сравнительно с сушей втрое большую площадь, мы видим, что они усеяны многочисленными островами, но едва ли известен хоть один настоящий океанический остров (за исключением Новой Зеландии, если она может быть названа настоящим океаническим островом), на котором имелись хотя бы остатки каких-нибудь палеозойских или вторичных [мезозойских] формаций. Мы можем, по-видимому, заключить отсюда, что в продолжение палеозойской и вторичной [мезозойской] эр не было ни континентов, ни континентальных островов там, где теперь расстилаются наши океаны; действительно, если бы они существовали, палеозойская и вторичная [мезозойская] формации, по всей вероятности, отлагались бы за счет осадков, доставляемых их разрушением; и эти формации должны были бы по крайней мере отчасти подняться при тех колебаниях уровня, которые несомненно происходили в течение этих чрезвычайно продолжительных периодов. Если, следовательно, мы можем из этих фактов сделать какой-нибудь вывод, то он сводится к следующему: там, где теперь расстилаются наши океаны, океаны же существовали и с самого отдаленного периода, о котором мы имеем какие-нибудь сведения, а с другой стороны, что там, где теперь находятся наши континенты, существовали обширные площади суши, претерпевшие несомненно сильные колебания уровня со времени кембрий-

ского периода. Раскрашенная карта, приложенная к моей книге о коралловых рифах, приводит меня к заключению, что большие океаны и теперь еще представляют собой главные области опускания, большие архипелаги — области колебаний уровня, а континенты — области поднятия. Но мы не имеем оснований думать, что положение вещей оставалось таким же с начала мира. Наши континенты образовались, по-видимому, вследствие того, что при многочисленных колебаниях уровня преобладала сила поднятия: но разве области преобладающего поднятия не могли в течение веков претерпеть перемены? В период, задолго предшествовавший кембрийской эпохе, континенты могли существовать там, где ныне расстилаются океаны, и открытые океаны могли существовать там, где ныне находятся наши континенты. И мы не имеем оснований предполагать, что, если бы, например, дно Тихого океана преобразилось теперь в континент, мы могли бы распознать там осадочные формации, более древние, чем кембрийские слои, предполагая, что эти формации прежде там отлагались; действительно, весьма легко могло случиться, что слои, опустившиеся на несколько миль ближе к центру земли и подвергавшиеся огромному давлению вышележащей воды, могли в значительно большей степени подвергнуться метаморфизированию, чем слои, всегда остававшиеся ближе к поверхности. Мне всегда казалось, что огромные площади метаморфических пород, обнаженные в различных частях света, например в Южной Америке, пород, которые должны были подвергаться нагреванию под большим давлением, требуют некоторого специального объяснения, и можно, кажется, думать, что эти обширные площади состоят из ряда формаций, значительно более древних, чем формации кембрийской эпохи, полностью метаморфизированные и денудированные.

Различные трудности были нами здесь обсуждены, а именно: отсутствие бесчисленных тонких переходных форм, тесно связывающих виды, существующие ныне и существовавшие в прежнее время, при наличии в наших геологических формациях многих звеньев между этими видами; внезапный характер первого появления некоторых групп видов в европейских формациях; почти полное, насколько теперь известно, отсутствие под кембрийскими слоями формаций, богатых ископаемыми; все эти трудности, без сомнения, весьма серьезны. Это явствует уже из того факта, что многие выдающиеся палеонтологи, именно Кювье, Агассиц, Барранд, Пикте, Фолкнер, Э. Форбз и другие, и все наши величайшие геологи, как Лайелль, Мерчисон, Седжвик и другие, единодушно и нередко горячо стояли за неизменяемость видов. Но теперь сэр Чарлз Лайелль оказывает своим высоким авторитетом поддержку противной стороне, и многие геологи и палеонтологи сильно колеблются в своем прежнем мнении.[22] Те, которые думают, что геологическая летопись сколько-нибудь полна, без сомнения, сразу отвергнут эту теорию. Что касается меня, то, следуя метафоре Лайелля, я смотрю на геологическую летопись как на историю мира, не вполне сохранившуюся и написанную на менявшемся языке, историю, из которой у нас имеется только один последний том, касающийся только двух или трех стран. От этого тома сохранилась лишь в не-

которых местах краткая глава, и на каждой странице только местами уцелело по нескольку строчек. Каждое слово медленно менявшегося языка, более или менее различное в последовательных главах, представляет собой формы жизни, которые погребены в наших последовательных формациях и которые мы напрасно считаем появившимися резко. С такой точки зрения вышерассмотренные трудности значительно уменьшаются или даже исчезают.

Глава XI

О ГЕОЛОГИЧЕСКОЙ ПОСЛЕДОВАТЕЛЬНОСТИ ОРГАНИЧЕСКИХ СУЩЕСТВ

О медленном и постепенном появлении новых видов. — О различных скоростях их изменения. — Виды, однажды исчезнувшие, не появляются вновь. — Группы видов следуют в своем появлении и исчезновении тем же правилам, как и отдельные виды. — О вымирании. — Об одновременном изменении форм жизни по всему свету. — О родстве вымерших видов между собою и с ныне живущими видами. — О степени развития древних форм. — О последовательности одних и тех же типов в пределах одних и тех же областей. — Краткий обзор предыдущей и настоящей главы.

Посмотрим теперь, согласуются ли различные факты и законы, касающиеся геологической последовательности органических существ, больше с общепринятым представлением о неизменяемости видов или с тем воззрением, что они претерпевают медленную градуальную модификацию путем вариации и естественного отбора.

Новые виды появлялись очень медленно, один вслед за другим, и на суше, и в водах. Лайелль показал, что вряд ли можно устоять против доказательства, которое было им предложено по отношению к различным третичным ярусам, едва ли можно в этом сомневаться; но с каждым годом пополняются пробелы между этими ярусами, и отношение между формами, вымершими и продолжающими существовать, становится более градуальным. В некоторых более новых слоях, хотя несомненно и очень древних, если определять время годами, всего один или два вида оказываются вымершими и только один или два вида — новыми, появляющимися впервые только ли в одном месте или, насколько нам известно, повсюду на земле.[1] Перерывы между вторичными [мезозойскими] формациями более резко выражены; но, как заметил Бронн, ни появление, ни исчезновение множества видов, погребенных в каждой формации, не было одновременным.

Виды, относящиеся к различным родам и классам, претерпели изменения не с одинаковой скоростью и не в одинаковой степени. В более древних третичных слоях можно еще найти небольшое число ныне живущих моллюсков среди множества вымерших форм. Фолкнер указал поразительный пример подобного же явления — это совместное существование ныне живущего крокодила с многочисленными вымершими млекопитающими и пресмыкающимися в отложениях Гималайских предгорий. Силурийская Lingula лишь немногим отличается от ныне живущих видов этого

рода, а между тем бо́льшая часть других силурийских моллюсков и все ракообразные претерпели значительное изменение. Наземные формы изменялись, по-видимому, быстрее, чем морские организмы, и поразительный пример этого был недавно установлен в Швейцарии. Есть некоторое основание полагать, что изменение протекает быстрее у высших организмов, чем у низших, хотя имеются и исключения из этого правила. Степень изменения в органическом мире, как заметил Пикте, не одна и та же в каждой последовательной так называемой формации. Однако если мы сравним какие-нибудь наиболее близкие между собой формации, мы найдем, что все виды претерпели некоторое изменение. Если вид однажды исчез с лица земли, мы не имеем оснований думать, что та же самая тождественная форма когда-нибудь появится вновь. Наиболее заметное кажущееся исключение из этого последнего правила — это так называемые «колонии» г-на Барранда, которые вторгаются на некоторое время в середину более древней формации и затем вновь вытесняются ранее существовавшей фауной; но объяснение, данное этому факту Лайеллем, именно, что это случай временной миграции из другой географической провинции, кажется удовлетворительным.

Эти различные факты хорошо согласуются с нашей теорией, которая не предполагает неизменных законов развития, обусловливающих, что все обитатели какой-либо области изменялись резко или одновременно или в одинаковой степени. Процесс модификации должен быть медленным и воздействовать одновременно лишь на немногие виды, потому что изменчивость каждого вида не зависит от изменчивости всех прочих. Будет ли естественный отбор накапливать в большей или меньшей степени эти вариации или могущие возникать индивидуальные различия, обусловливая этим более или менее устойчивые модификации, это будет зависеть от многих и сложных условий: от того, полезно ли изменение, от свободы скрещивания, от медленных перемен в физических условиях страны, от иммиграции в страну новых колонистов и от свойств других обитателей, с которыми вступают в конкуренцию изменяющиеся виды. Поэтому совсем неудивительно, что один вид сохраняет одну и ту же форму дольше, чем другие, или если и изменяется, то в меньшей степени. Те же отношения наблюдаются между ныне живущими обитателями различных стран; например, наземные моллюски и жесткокрылые насекомые Мадейры уклонились значительно от ближайших родичей на материке Европы, тогда как морские моллюски и птицы остались неизменными. Бо́льшая видимая скорость изменения наземных и вышеорганизованных форм сравнительно с морскими и с низшими формами, вероятно, объясняется более сложными отношениями высших форм с органическими и неорганическими условиями их жизни, как это разъяснено в одной из предшествовавших глав. Когда многие обитатели какой-нибудь области модифицированы и улучшены, тогда, как можно себе представить, всякая не модифицированная и не улучшенная в некоторой степени форма будет подвержена вымиранию в силу принципа конкуренции и всеобщей важности отношений между организмами в их борьбе за жизнь. Это объясняет нам, почему все виды одной и той же области, если рассматриваем ее на

протяжении достаточно длительного промежутка времени, оказываются рано или поздно модифицированными — потому что иначе они должны были бы исчезнуть.

У представителей одного и того же класса средний размер изменения за продолжительные и равные периоды времени может, по-видимому, оказаться почти одинаковым; но так как накопление долго сохраняющихся формаций, богатых ископаемыми, зависит от больших масс осадков, отложенных в областях опускания, то наши формации должны были почти обязательно накапливаться на протяжении обширных и неравномерных промежутков времени; а следовательно, размер изменений органической жизни, обнаруживаемый погребенными в последовательных формациях ископаемыми, неодинаков. С этой точки зрения каждая формация не представляет собой нового и полного акта творения, но лишь своеобразную сцену, выхваченную почти наудачу из медленно и непрерывно развивающейся драмы.

Мы можем ясно понять, почему раз исчезнувший вид никогда не может появиться снова, если бы даже вновь повторились прежние условия жизни — органические и неорганические. Потомок какого-нибудь вида может оказаться адаптированным, чтобы занять в экономии природы место другого вида и таким путем вытеснить его, (что, без сомнения, и случалось весьма редко); всё же обе формы — старая и новая — не были бы вполне идентичными, потому что обе они почти несомненно унаследовали бы от своих различающихся предков разные признаки, а несходные организмы будут и изменяться различным образом. Если бы, возможно, например, все наши трубастые голуби исчезли, голубеводы вывели бы новую породу, почти неотличимую от нынешней; но предположим, что исчез бы и родоначальный скалистый голубь, а мы имеем все основания думать, что в природе родоначальные формы обычно истребляются и замещаются своими улучшенными потомками; тогда невероятно, чтобы трубастый голубь, идентичный существующей породе, мог возникнуть от какого-нибудь другого вида голубей или даже от какой-нибудь другой четко выраженной породы домашних голубей: последующие вариации были бы почти наверное несколько отличны, и вновь выведенная разновидность, вероятно, унаследовала бы от своего предка некоторые характерные особенности.

Группы видов, т. е. роды и семейства, следуют в своем появлении и исчезновении тем же общим правилам, каким следуют отдельные виды, т. е. они изменяются более или менее быстро и в большей или меньшей степени. Однажды исчезнувшая группа никогда не появляется вновь: другими словами, ее существование, пока она вообще сохраняется, не имеет перерывов. Я знаю, что есть некоторые видимые исключения из этого правила, но этих исключений чрезвычайно мало, настолько мало, что Э. Форбз, Пикте и Вудуард (хотя все они решительные противники защищаемых мною взглядов) считают его верным; а это правило строго согласуется с моей теорией. В самом деле, все виды одной и той же группы, как бы долго они ни существовали, являются модифицированными потомками: один — потомок другого, и все вместе — одного общего пра-

родителя. В роде Lingula, например, все виды, появлявшиеся последовательно в разные эпохи, связаны друг с другом непрерывным рядом поколений от нижнего силура и до настоящего времени.

Мы видели в предыдущей главе, что целые группы видов иногда ложно кажутся внезапно [abraptly] развившимися, и я пытался дать объяснение этому факту, который, если бы он был верен, имел бы роковое значение для моей теории. Но подобные случаи несомненно представляют лишь исключение, а общим правилом является градуальное возрастание числа видов, пока группа не достигнет своего максимума, и следующее затем рано или поздно постепенное его уменьшение. Если число видов какого-нибудь рода или число родов какого-нибудь семейства представить вертикальной линией различной толщины, восходящей через последовательные геологические формации, в которых эти виды найдены, то может иногда ошибочно казаться, что эта линия начинается внизу не острым концом, а круто; затем она постепенно утолщается кверху, сохраняя нередко на некотором расстоянии одинаковую толщину, и, наконец, утончается в верхних слоях, выражая тем убывание и окончательное исчезновение видов. Такое градуальное возрастание числа видов в группе строго согласуется с моей теорией, так как виды одного и того же рода и роды одного и того же семейства могут увеличиваться в числе лишь медленно и прогрессивно; процесс модификации и образования многих родственных форм обязательно должен быть медленным и градуальным процессом: один вид дает начало прежде всего двум или трем разновидностям, они медленно преобразуются в виды, производящие в свою очередь такими же медленными шагами другие разновидности и виды, и так далее, наподобие большого дерева, разветвляющегося от общего ствола, пока, наконец, группа не достигнет обширного развития.

О вымирании

Мы говорили пока лишь мимоходом об исчезновении видов и групп видов. По теории естественного отбора вымирание старых форм и образование новых и улучшенных тесно связаны одно с другим. Старый взгляд, по которому всё население земли уничтожалось катастрофами, повторявшимися в последовательные периоды, теперь оставлено почти всеми даже такими геологами, как Эли де Бомон (Elie de Beaumont), Мерчисон, Барранд и другие, общие взгляды которых должны были, естественно, привести к такому заключению. Напротив того, основываясь на изучении третичных формаций, мы вправе думать, что виды и группы видов исчезают постепенно, один за другим, сначала в одном месте, затем в другом и, наконец, повсюду на Земле. Впрочем, в некоторых редких случаях, например при прорыве перешейка и последовавшем затем вторжении в соседнее море множества новых обитателей или во время окончательного погружения какого-нибудь острова, процесс вымирания мог совершаться быстро. Продолжительность существования как отдельных видов, так и целых групп видов весьма неодинакова; некоторые группы существуют,

как мы видели, со времени появления первых известных нам проблесков жизни и до наших дней, другие исчезли еще до окончания палеозойского периода. По-видимому, нет неизменного закона, которым определялась бы продолжительность существования отдельного вида или отдельного рода. Есть основание думать, что вымирание целой группы видов идет обычно более медленно, чем их образование; если представить их появление и исчезновение, как это мы делали раньше, вертикальной линией различной толщины, то эта линия на своем верхнем конце, изображающем ход вымирания, будет суживаться более постепенно, чем на нижнем конце, представляющем первое появление видов и первоначальное возрастание их числа. Впрочем, в некоторых случаях исчезновение целых групп видов, например аммонитов к концу вторичного [мезозойского] периода, происходило изумительно быстро.

Вымирание видов было окутано наиболее непостижимой тайной. Некоторые авторы предполагали даже, что, подобно тому, как жизнь индивидуума имеет лишь определенную продолжительность, так и виды имеют определенные сроки существования. Я более чем кто-либо удивлялся вымиранию видов. Когда я нашел в Ла-Плате зуб лошади, заключенный в отложениях вместе с остатками мастодонта, мегатерия, токсодона и других вымерших чудовищ, которые в один из недавних геологических периодов все существовали одновременно с моллюсками, существующими и поныне, это удивило меня в высшей степени; я знал, что лошадь с того времени, как испанцы ввезли ее в Южную Америку, одичала там и размножилась всюду в необычайной степени, и я задавал себе вопрос — что за причина могла в столь недавнее время вызвать исчезновение там прежней лошади при условиях жизни, видимо, столь благоприятных? Но мое удивление было неосновательно. Проф. Оуэн вскоре заметил, что этот зуб, хотя и очень похож на зуб нынешней лошади, принадлежит вымершему виду. Если бы эта лошадь до сих пор существовала, но была бы довольно редкой, ни одному натуралисту это не казалось бы странным, так как огромное количество видов всех классов во всех странах принадлежит к числу редких. Когда мы спрашиваем себя, почему тот или иной вид редок, мы находим ответ, что есть нечто неблагоприятное в условиях его жизни; но что такое это нечто, мы почти никогда не можем сказать. Если бы эта ископаемая лошадь до сих пор существовала как редкий вид, мы могли бы быть уверены, по аналогии со всеми другими млекопитающими, не исключая и медленно размножающегося слона, и зная историю натурализации домашней лошади в Южной Америке, что при более благоприятных условиях она в очень короткое время населила бы весь континент. Но мы не могли бы сказать, каковы были эти неблагоприятные условия, которые препятствовали ее численному росту: действовала ли тут какая-нибудь одна или несколько причин, в которой период жизни лошади они действовали и в какой степени. Если бы эти условия становились, хотя и медленно, всё более и более неблагоприятными, мы, вероятно, и не заметили бы этого обстоятельства, между тем как ископаемая лошадь становилась бы все реже и реже и, наконец, исчезла бы, а ее место было бы занято тем, кто более преуспевает в конкуренции.

[2]Трудно постоянно помнить, что возрастание численности каждого существа постоянно задерживается незаметными враждебными причинами и что этих незаметных причин совершенно достаточно, чтобы вид сделался редким и, наконец, совершенно вымер. Вопрос этот еще так мало выяснен, что мне нередко приходилось слышать, как выражали удивление по поводу того, что вымерли такие крупные чудовища, как мастодонт и еще более древние динозавры, как будто одна лишь телесная сила может обеспечить победу в жизненных столкновениях. Напротив того, большие размеры обусловливают в некоторых случаях, как это заметил Оуэн, более быстрое исчезновение из-за большого количества требуемой пищи. До появления человека в Индии или в Африке существовала, по-видимому, какая-то причина, задерживавшая непрерывное возрастание численности современного слона. Очень компетентный судья в этом вопросе д-р Фолкнер полагает, что возрастанию численности слона в Индии препятствуют главным образом насекомые, которые непрестанно его тревожат и ослабляют; и к такому же заключению пришел Брус (Bruce) относительно африканского слона в Абиссинии.[2] Известно, что насекомые и сосущие кровь летучие мыши имеют решающее влияние на существование в различных частях Южной Америки более крупных натурализованных четвероногих.

Изучая недавние третичные отложения, мы во многих случаях замечаем, что редкость видов предшествует вымиранию, и мы знаем, что то же самое распространяется на тех животных, которые истреблялись человеком, полностью или местами. Я могу повторить здесь то, что было мною написано в 1845 г., именно: допускать, что вымиранию вида всегда предшествует его поредение, не удивляться тому, что вид встречается редко, и все-таки чувствовать сильное изумление, когда вид перестает существовать, — это то же самое, что допускать, что болезнь данного лица предшествует его смерти, нисколько не изумляться самой болезни, а между тем, когда больной умер, изумляться этому и подозревать, что он умер от насилия.

Теория естественного отбора основывается на том убеждении, что каждая новая разновидность и в конце концов каждый новый вид образуется и сохраняется благодаря какому-нибудь преимуществу над тем, с которым он вступает в конкуренцию; из этого почти неизбежно следует вымирание форм менее благоприятствуемых. То же относится к нашим домашним формам; как только выведена новая и несколько улучшенная разновидность, она вытесняет сначала менее совершенные разновидности в своем соседстве; будучи улучшена еще более, она распространяется повсюду, подобно нашему короткорогому скоту, и заменяет собой прежние породы и в других странах. Таким образом, появление новых форм и исчезновение прежних, образуются ли они естественным путем или искусственно, тесно связаны одно с другим. В процветающих группах количество новых видовых форм, возникавших в течение известного времени, в некоторые периоды превосходило, по-видимому, количество старых, вымирающих видовых форм; но мы знаем, что число видов, по крайней мере в новейшие геологические эпохи, не возрастало безгранично, так что по от-

ношению к новейшим временам мы можем думать, что возникновение новых форм вызывало вымирание почти такого же количества старых форм.

Конкуренция, как уже было ранее разъяснено и иллюстрировано примерами, обычно бывает упорнее между формами, наиболее сходными между собой во всех отношениях. Поэтому модифицированные и улучшенные потомки какого-нибудь вида обычно вызывают истребление родоначального вида, а если несколько новых форм развилось из какого-нибудь одного вида, тогда виды, к нему ближайшие, т. е. относящиеся к одному с ним роду, будут подвергаться истреблению в наибольшей степени. Именно этим способом, как я думаю, группа новых видов, происшедших от одного вида, т. е. новый род, может вытеснить прежний род, принадлежащий к тому же семейству. Но нередко случалось, что новый вид, относящийся к какой-нибудь группе, захватывал место вида, принадлежащего к другой группе, и тем самым обусловливал его уничтожение. Если от такого преуспевшего пришельца разовьются многие близкие формы, то и многие другие формы должны будут уступить им свое место; и это будут обычно родственные формы, которые будут страдать от какого-то совместно унаследованного несовершенства. Но немногие виды, уступившие свои места другим модифицированным и улучшенным видам (будут ли они принадлежать к тому же самому или к иному классу), нередко могут сохраниться на продолжительное время благодаря тому, что они приспособлены к какому-то особому образу жизни, или населяют удаленное и изолированное местообитание, где они избегли упорной конкуренции. Например, некоторые виды Trigonia, обширного рода моллюсков во вторичных [мезозойских] формациях, сохранились в австралийских морях; немногие формы большой и почти вымершей группы ганоидных рыб до сих пор еще живут в наших пресных водах. Мы видим, следовательно, что полное вымирание какой-нибудь группы представляет обычно процесс более медленный, чем ее образование.

Что касается внезапного по видимости истребления целых семейств или отрядов, как например трилобитов в конце палеозойского периода и аммонитов в конце вторичного [мезозойского] периода, мы должны припомнить, что уже было сказано о вероятных обширных промежутках времени между нашими следующими друг за другом формациями; в продолжение этих промежутков времени могло происходить очень медленное истребление. Впрочем, если вследствие внезапной иммиграции или необычайно быстрого развития многие виды какой-нибудь новой группы захватывали известную область, много старых видов должно было соответственно этому также быстро исчезнуть; при этом формы, уступившие таким путем свои места, будут родственными между собой, так как все они обладают одним общим качеством.

Таким образом, способ вымирания отдельных видов и целых групп видов, как мне кажется, хорошо согласуется с теорией естественного отбора. Нам нечего изумляться факту вымирания; если и есть чему изумляться — это нашей самонадеянности, позволяющей нам воображать, что мы понимаем всю ту совокупность сложных условий, от которых зависит существование каждого вида. Если мы забудем хотя на минуту, что

каждый вид склонен безгранично увеличивать свою численность и что всегда действуют препятствующие этому причины, хотя мы редко замечаем их, то вся экономия природы сделается нам непонятной. Только тогда, когда мы будем в состоянии точно указать, почему такой-то вид более богат особями, чем другой, почему этот, а не другой какой-нибудь вид может быть натурализован в данной стране, только тогда, а не раньше, мы вправе удивляться тому, что мы не понимаем причины вымирания какого-нибудь отдельного вида или группы видов.

О формах жизни, изменяющихся почти одновременно на всем земном шаре

Едва ли существует более поразительное палеонтологическое открытие, чем факт почти одновременного изменения форм жизни на всем земном шаре. Так, нашу европейскую меловую формацию можно узнать во многих весьма отдаленных областях с весьма различным климатом, где нельзя найти никакого обломка самого мела как породы, а именно в Северной Америке, в экваториальной Южной Америке, на Огненной Земле, на мысе Доброй Надежды и на Индостанском полуострове. И действительно, в этих отдаленных пунктах органические остатки в некоторых случаях обнаруживают несомненное сходство с органическими остатками, характерными для мела. Нельзя сказать, чтобы там встречались одни и те же виды, в некоторых случаях нет ни одного вида вполне идентичного; но они относятся к тем же самым семействам, родам и подродам и нередко обнаруживают сходство даже в таких несущественных признаках, как внешняя скульптура раковины. Мало того, другие формы, не найденные в европейском мелу, но встречающиеся в вышележащих или в нижележащих формациях, встречаются в таком же самом положении в этих отдаленных точках земного шара. В разных последовательных формациях палеозойской группы в России, в Западной Европе и в Северной Америке разными авторами наблюдался подобный же параллелизм форм жизни, и то же самое, по словам Лайелля, наблюдается в третичных отложениях Европы и Северной Америки. Если даже не обращать внимания на немногие ископаемые виды, общие Старому и Новому Свету, общий параллелизм в последовательности форм жизни в палеозойских и третичных ярусах обеих стран все-таки будет очевиден и различные формации легко могут быть сопоставлены одна с другой.

Однако эти наблюдения относятся к морским обитателям земного шара; мы не имеем достаточно данных, чтобы судить о том, представляют ли обитатели суши и пресных вод в столь отдаленных одна от другой местностях такой же параллелизм в своих изменениях. Можно сомневаться в том, что они именно так изменялись: если бы Megatherium, Mylodon, Macrauchenia и Toxodon были привезены из Ла-Платы в Европу без всяких указаний относительно их геологического положения, никто и не подозревал бы, что они жили одновременно с морскими моллюсками, существующими и поныне; но так как эти необыкновенные чудовища существовали одновре-

менно с мастадонтом и лошадью, то и можно по крайней мере предположить, что они жили в одну из позднейших третичных эпох.

Когда говорят, что морские формы жизни изменялись одновременно по всему свету, не следует думать, что это выражение относится к одному году или к одному столетию или что вообще оно имеет вполне точный геологический смысл; в самом деле, если всех морских животных, ныне живущих в Европе и живших в Европе в плейстоценовый период (очень отдаленный период, если мерить годами, включающий в себя всю ледниковую эпоху), сравнить с ныне живущими в Южной Америке или в Австралии, то самый опытный натуралист едва ли будет в состоянии сказать, кто обнаруживает большее сходство с современными обитателями южного полушария — нынешние или плейстоценовые обитатели Европы. Равным образом различные очень компетентные наблюдатели утверждают, что некоторые существующие в Соединенных Штатах формы теснее связаны с теми формами, которые жили в Европе в одну из поздних третичных эпох, чем с нынешними обитателями Европы; а если это так, то очевидно, что слои с ископаемыми, отлагающиеся теперь у берегов Северной Америки, можно будет впоследствии сопоставлять с несколько более древними европейскими слоями. Тем не менее едва ли можно сомневаться, что в отдаленном будущем все новейшие *морские* формации, именно верхний плиоцен, плейстоцен и самые новые слои Европы, Северной и Южной Америки и Австралии, должны будут рассматриваться как одновременные в геологическом смысле, так как содержат в себе ископаемые остатки, в известной степени родственные, и так как в них уже не встречаются формы, свойственные более древним, нижележащим отложениям.

Тот факт, что формы жизни изменяются в вышеуказанном широком смысле одновременно в отдаленных частях света, сильно поразил таких удивительных наблюдателей, как г-да Вернейль (de Verneuil) и д'Аршиак (d'Archiac). Указав на параллелизм палеозойских форм жизни в различных частях Европы, они прибавляют: «Если, пораженные этой странной последовательностью, мы обратим наше внимание на Северную Америку и обнаружим там ряд аналогичных явлений, то нам будет казаться несомненным, что все эти изменения видов, их вымирание и появление новых не могут происходить от простых перемен в морских течениях или других более или менее местных и временных причин, но зависят от общих законов, управляющих всем животным царством». Г-н Барранд высказывает веские замечания в том же самом смысле. И действительно, бесполезно смотреть на перемены в течениях, климате или других физических условиях, как на причины этих великих перемен в формах жизни, совершающихся повсюду на земле в самых разнообразных климатах. Мы должны, как заметил Барранд, искать здесь какой-то особый закон. Это будет нам еще яснее, когда мы обратим внимание на современное распространение органических существ и убедимся, насколько слаба связь между физическими условиями различных стран и свойствами их обитателей.

Этот великий факт параллельной последовательности форм жизни во всем мире легко объясняется теорией естественного отбора. Новые виды возникают благодаря тому, что имеют некоторые преимущества над более

старыми формами; преобладающие уже формы или имеющие какое-нибудь преимущество над другими формами в своей собственной стране дают начало наибольшему числу новых разновидностей, или зарождающихся видов. Мы имеем в этой области ясное доказательство: доминирующие растения, т. е. наиболее обыкновенные и широко расселенные в пределах ареала, производят наибольшее число новых разновидностей. Естественно также, что доминирующие, варьирующие и широко распространенные виды, уже завладевшие до известной степени территорией других видов, будут обладать наибольшей возможностью распространяться еще дальше и дать в новых странах другие новые разновидности и виды. Процесс расселения часто совершается очень медленно и зависит от климатических и географических перемен, от странных случайностей и от постепенной акклиматизации новых видов к различным климатическим условиям, через которые им приходится проходить; но с течением времени обычно доминирующие формы наиболее успешно распространяются и в конце концов они будут преобладать. Наземные формы отдельных континентов расселяются, вероятно, медленнее, чем обитатели непрерывно расстилающегося моря. Мы вправе поэтому ожидать, что встретим, и мы действительно встречаем, менее строгий параллелизм в последовательности наземных форм, чем форм морских.[3]

Итак, мне кажется, параллельная и в широком смысле слова одновременная последовательность одних и тех же форм жизни по всему земному шару хорошо согласуется с тем положением, что новые виды происходили от доминирующих видов, широко распространявшихся и изменявшихся; образовавшиеся таким путем новые виды будут сами доминирующими, так как они обладают некоторыми преимуществами над своими уже доминирующими предками, а равно и над другими видами; они будут и дальше распространяться, изменяться и производить новые формы. Прежние формы, вытесненные и уступившие свое место новым и победоносным формам, будут обычно составлять родственные группы, так как они унаследовали какое-то общее несовершенство; поэтому по мере того, как новые и улучшенные группы распространяются по всему свету, старые группы повсеместно исчезают; повсюду проявляется склонность к соответствию в последовательности форм как в отношении их первого появления, так и в отношении окончательного их исчезновения.

В связи с этим вопросом заслуживает внимания еще одно замечание. Я указал основания моего предположения, что бóльшая часть наших больших богатых ископаемых формаций отложилась в продолжение периодов опускания и что перерывы огромной продолжительности, замечаемые по ископаемым, совпадали с теми периодами, когда дно моря или оставалось неподвижным, или поднималось, или когда осадки отлагались недостаточно быстро, чтобы органические остатки могли быть ими покрыты и сохранены. Я предполагаю, что в продолжение этих длинных промежуточных периодов обитатели каждой области подвергались значительной модификации и вымиранию и что происходило в значительных размерах переселение из других частей света. Так как мы имеем основание думать, что обширные области испытывали движение одинакового характера, то

весьма вероятно, что строго одновременные формации нередко накапливались на очень обширных пространствах в одной и той же части света; но мы не имеем никакого права думать, что это постоянно происходило так и что большие области всегда подвергались одинаковым движениям. Если две формации отлагались в двух областях почти в тот же, но не совершенно точно в тот же самый период, мы должны встретить в них, по причинам только что изложенным, ту же общую последовательность форм жизни; но строгого соответствия видов не будет, так как в одной области модификация, вымирание и иммиграция могли происходить в течение несколько более долгого времени, чем в другой.

Я думаю, что случаи такого рода встречаются в Европе. М-ру Престуичу (Prestwich) в его удивительных мемуарах об эоценовых отложениях Англии и Франции удалось установить близкий общий параллелизм последовательных ярусов в обеих странах; но хотя при сравнении некоторых английских ярусов с французскими в обеих странах и обнаруживается удивительное соответствие в числе видов, относящихся к одним и тем же родам, однако сами виды отличаются друг от друга; трудно объяснить эти различия, принимая в соображение близость обеих областей, если не прибегнуть, правда, к допущению, что оба моря, населенные различными, но одновременными фаунами, разделялись перешейком. Подобные же наблюдения сделал Лайелль над некоторыми позднейшими третичными формациями. Барранд также указывает на существование строгого общего параллелизма между последовательными силурийскими отложениями Богемии и Скандинавии; но при этом он находит удивительные различия в видах. Если различные формации в этих странах отлагались не точно в одни и те же периоды, так что формация в одной стране соответствовала нередко перерыву в другой стране, и если в обеих странах виды претерпевали медленное изменение во время отложения различных формаций и в продолжительные промежутки времени между ними, то в таком случае разные формации обеих стран могли бы быть расположены в одинаковом порядке соответственно общей последовательности форм жизни; этот порядок мог бы превратно показаться строго параллельным, тем не менее виды не были бы вполне одинаковыми в кажущихся соответствующими друг другу ярусах обеих стран.

О родстве вымерших видов между собой и с ныне живущими формами

Остановим теперь наше внимание на взаимном родстве вымерших и ныне живущих видов. Все они группируются в немногие обширные классы, и этот факт сразу объясняется принципом общности происхождения. Чем древнее какая-нибудь форма, тем больше, как общее правило, она отличается от ныне живущих форм. Но вымершие виды, как уже давно заметил Баклeнд (Buckland), могут быть все размещены или в существующие теперь группы, или в промежутки между ними. Что вымершие формы жизни заполняют промежутки между нынешними родами, семействами

и отрядами, это совершенно верно; но так как это положение часто игнорируется или даже отрицается, нелишне сделать несколько замечаний по этому поводу и привести несколько примеров. Если мы ограничимся только ныне живущими или только вымершими видами одного и того же класса, мы будем иметь далеко не столь полные ряды, как те, которые получатся, если соединить те и другие в одну общую систему. В сочинениях проф. Оуэна мы постоянно встречаем выражение «обобщенные формы», применяемое к вымершим животным, а в сочинениях Агассица — выражение «пророческие, или синтетические, типы»; эти термины показывают, что такие формы действительно являются промежуточными или связующими звеньями.[4] Другой авторитетный палеонтолог, г-н Годри (Gaudry) показал самым ясным образом, что многие из ископаемых млекопитающих, открытые им в Аттике, заполняют промежутки между существующими родами. Кювье считал жвачных и толстокожих за два совершенно различные отряда млекопитающих, но с тех пор было обнаружено столько ископаемых звеньев, что Оуэну пришлось менять всю классификацию и поместить некоторых толстокожих в один подотряд с жвачными; например, большое расстояние, разделявшее свинью и верблюда, было заполнено градациями. Ungulata, или копытные четвероногие, подразделяются теперь на парнокопытные и непарнокопытные, но южноамериканская Macrauchenia связывает до известной степени эти два большие подразделения. Никто не станет отрицать, что гиппарион представляет промежуточное положение между нынешней лошадью и некоторыми более древними копытными. Что за удивительное соединительное звено в цепи млекопитающих представляет южноамериканский Typotherium, — что и выражает данное ему проф. Жерве (Gervais) имя, — форма, которую нельзя поместить ни в один из существующих отрядов. Сиреновые образуют совершенно отдельную группу млекопитающих, и одной из самых замечательных особенностей ныне живущих догоня и ламантина является полное отсутствие задних конечностей, от которых не осталось даже рудимента; но и у ископаемого Halitherium есть, по словам проф. Флауэра (Flower), окостеневшая бедренная кость, «сочленяющаяся с ясно выраженной вертлужной впадиной таза», и, таким образом, это животное несколько приближается к обыкновенным копытным четвероногим, с которыми сиреновые сходны в других отношениях. Cetacea, или киты, сильно отличаются от всех других млекопитающих, но третичные Zeuglodon и Squalodon, помещенные некоторыми естествоиспытателями в особый самостоятельный отряд, представляют, по мнению проф. Хаксли, настоящих Cetacea «и являются связующими звеньями с живущими в воде хищными».[4]

Даже то обширное расстояние, какое существует между птицами и пресмыкающимися, оказывается, как показал только что названный естествоиспытатель, отчасти заполненным, и самым неожиданным образом, с одной стороны, страусом и ископаемым археоптериксом, а с другой стороны, ископаемым Compsognathus — одним из представителей группы динозавров, заключающей в себе самых гигантских из всех наземных пресмыкающихся. По отношению к беспозвоночным Барранд — самый высокий авторитет, на какой только мы можем сослаться, уверяет, что он

с каждым днем все более и более утверждается в том мнении, что хотя палеозойские животные и могут, конечно, быть размещены в ныне существующие группы, они не были так явственно разграничены одна от другой, как разграничены теперь.

Некоторые авторы отрицали возможность рассматривать какой бы то ни было вымерший вид или группу видов как промежуточные между двумя ныне живущими видами или группами видов. Если понимать под этим, что вымершая форма занимает по всем своим признакам промежуточное положение непосредственно между двумя ныне живущими формами или группами, то такое возражение, вероятно, основательно. Но в естественной классификации многие ископаемые виды несомненно находятся между нынешними видами и некоторые вымершие роды — между ныне живущими родами, даже между родами, относящимися к различным семействам. Наиболее обыкновенный случай, особенно по отношению к очень различным группам, каковы, например, рыбы и пресмыкающиеся, будет, по-видимому, следующий: две группы в настоящее время различаются двумя десятками признаков, древние формы их разнились между собой меньшим числом признаков, так что обе группы прежде стояли несколько ближе одна к другой, чем теперь. По общему мнению, чем древнее какая-нибудь форма, тем сильнее выражена у нее склонность с помощью некоторых своих признаков связывать между собой группы, ныне далеко отстоящие одна от другой. Это замечание, конечно, должно относиться только к тем группам, которые подверглись глубокому изменению в течение геологических времен; но было бы трудно доказать справедливость этого мнения, так как и теперь находят время от времени еще доныне существующее животное, как например Lepidosiren, обнаруживающее признаки родства с очень далеко стоящими группами. Однако, если мы сравним древних пресмыкающихся и земноводных, древних рыб, древних головоногих моллюсков и эоценовых млекопитающих с более новыми формами тех же классов, мы должны будем допустить, что есть доля истины в этом замечании.

Посмотрим теперь, как эти разнообразные факты и выводы согласуются с теорией общности происхождения, сопровождаемого модификацией. Так как этот вопрос несколько сложен, то я попрошу читателя обратиться к диаграмме, помещенной в IV главе. Предположим, что буквы, напечатанные курсивом и с цифрами, представляют роды, а пунктирные линии, от них дивергировавшие, — виды каждого рода. Диаграмма эта слишком проста — она изображает лишь очень немногие роды и очень немногие виды, но это для нас неважно. Пусть горизонтальные линии обозначают последовательные геологические формации, и все формы, помещенные ниже самой верхней линии, пусть изображают собой формы вымершие. Три ныне существующих рода a^{14}, q^{14}, p^{14} образуют небольшое семейство, b^{14} и f^{14} — близкородственное семейство или подсемейство, а o^{14}, e^{14}, m^{14} — третье семейство. Эти три семейства вместе со многими вымершими родами, стоящими на разных родословных линиях, дивергируют от родоначальной формы (A), составляют отряд, потому что все они должны были унаследовать нечто общее от своего древнего предка. По принципу по-

стоянной склонности к дивергенции признаков, для иллюстрации которого и была приведена эта диаграмма, чем новее какая-нибудь форма, тем более она будет, вообще говоря, отличаться от своего древнего предка. Отсюда понятно то правило, что наиболее древние ископаемые наиболее отличаются от ныне существующих форм. Мы не должны, однако, думать, что дивергенция признаков — нечто неизбежное; она зависит только от того, что потомкам какого-нибудь вида удается захватить многие и разнообразные места в экономии природы. Таким образом, вполне возможно, как мы это видели на примере некоторых силурийских форм, что вид может продолжать свое существование, слегка модифицируясь, в связи со слабыми переменами в условиях его жизни, и все же сохранит в продолжение огромного периода времени одни и те же общие признаки. Это изображено на диаграмме буквой F^{14}.

Все многочисленные формы, вымершие и современные, происшедшие от (A), образуют, как было замечено выше, один отряд, и этот отряд, благодаря постоянным последствиям вымирания и дивергенции признаков, разделился на различные подсемейства и семейства, а из них некоторые продолжают существовать до настоящего времени.

При рассмотрении этой диаграммы можно видеть, что три нынешних семейства на самой верхней линии стали бы менее разграниченными, если бы многие из вымерших форм, которые, как мы предполагаем, погребены в последовательных формациях, были открыты в разных местах в некоторых точках в нижней части серии. Если бы, например, были открыты роды a^1, a^5, a^{10}, f^8, m^3, m^6, m^9, эти три семейства оказались бы так тесно связанными друг с другом, что они, вероятно, были бы соединены в одно большое семейство, подобно тому, как это случилось с жвачными и некоторыми толстокожими. И все же тот, кто отказывается рассматривать вымершие роды в качестве промежуточных, связывающих, таким образом, ныне живущие роды трех семейств, может быть отчасти прав, потому что они оказываются промежуточными не непосредственно, но длинным и обходным путем через многие очень различные формы. Если бы многие вымершие формы были открыты выше одной из средних горизонтальных линий, или геологических формаций, например выше No.YI, и ни одна не была открыта ниже этой линии, то только два семейства (именно находящиеся слева, a^{14} и пр. и b^{14} и пр.) соединились бы в одно, и тогда осталось бы два семейства, которые оказались бы менее разграниченными, чем до открытия ископаемых. И опять-таки, если предположить, что три семейства, стоящие на верхней линии и заключающие в себе восемь родов (от a^{14} по m^{14}), отличаются одно от другого полудюжиной важных признаков, то те семейства, которые существовали в период, обозначенный цифрою VI. наверное отличались одно от другого меньшим числом признаков, потому что в этот ранний период своего развития они должны были в меньшей степени уклониться от своего общего предка. Таким образом, древние и вымершие роды оказываются нередко по своим признакам в большей или меньшей степени промежуточными между их модифицированными потомками или между их побочными родственниками.

В природе этот процесс должен быть несравненно сложнее, чем это

изображено диаграммой, потому что группы были многочисленнее, они должны были существовать далеко не одинаковое время и модифицироваться в весьма различной степени. Так как у нас есть только последний том геологической летописи, да и тот в очень разрозненном виде, то мы и не имеем никакого права рассчитывать, за исключением лишь редких случаев, на возможность пополнить большие пробелы в естественной системе и таким образом соединить отдельные семейства или отряды. Все, что мы имеем право ожидать, сводится к следующему: группы, подвергшиеся в известные геологические периоды глубокой модификации, должны в более древних формациях стоять несколько ближе друг к другу, и древние представители групп должны были менее различаться между собой некоторыми из своих признаков, чем нынешние представители этих же групп; а это, по единодушному свидетельству наших лучших палеонтологов, случается весьма нередко.

Таким образом, главнейшие факты, касающиеся взаимного родства вымерших форм жизни между собой и с ныне живущими формами, удовлетворительно объясняются теорией общности происхождения путем модификации. А между тем они совершенно необъяснимы ни с какой другой точки зрения.

С точки зрения этой же теории очевидно, что фауна какого-нибудь большого периода в истории земли будет по своему общему характеру промежуточной между фаунами, ей предшествовавшей и за ней последовавшей. Так, виды, жившие на VI большой стадии происхождения, обозначенной на диаграмме, были модифицированными потомками тех, которые жили на V стадии, и родоначальниками тех, которые еще больше модифицировались на VII стадии, следовательно, они едва ли не будут почти промежуточными по своим признакам между более ранними и более поздними формами жизни. Мы должны, однако, принимать во внимание полное вымирание некоторых предшествующих форм, переселение в данную область новых форм из других областей и значительную степень модификаций за время продолжительных пустых промежутков между последовательными формациями. За этими ограничениями фауна каждого геологического периода несомненно промежуточна между фаунами предшествующей и последующей. Я приведу только один пример, а именно: девонские ископаемые, когда эта система была впервые открыта, были палеонтологами сразу признаны промежуточными по своим признакам между ископаемыми лежащей выше каменноугольной и лежащей ниже силурийской систем. Но каждая фауна не должна быть непременно промежуточной в строгом смысле слова, так как промежутки времени, протекавшего между последовательными формациями, могли быть и не равны.

То обстоятельство, что некоторые роды представляют исключение из этого правила, не противоречит истине того положения, что фауна каждого периода в целом является по своим признакам почти промежуточной между предшествующей и последующей фаунами. Например, когда д-р Фокнер расположил виды мастодонтов и слонов в два ряда: в один — по их взаимному родству и в другой — по периодам их существования, то оказалось, что эти два ряда не согласуются между собою в расположении

форм. Виды с крайними признаками оказываются и не самыми древними, и не самыми новыми, а виды с промежуточными признаками не занимают промежуточного места по возрасту. Но предположим на минуту, что в этом и в других подобных случаях мы имеем точные данные о времени первого появления и исчезновения видов, чего далеко нет на самом деле; мы все же не имеем основания думать, что последовательно возникавшие формы должны непременно и существовать в течение соответствующих промежутков времени. Более древняя форма могла в некоторых случаях существовать значительно дольше, чем форма, появившаяся где-нибудь позже, тем более если это наземные формы, населяющие обособленные области. Вслед за большими формами возьмем малые: если мы расположим главнейшие ныне живущие и вымершие расы домашнего голубя в ряд по их родству, то такое расположение не будет вполне согласовываться с той последовательностью во времени, в какой эти породы были выведены, и еще менее с порядком их исчезновения; в самом деле, родоначальный скалистый голубь существует до сих пор, а многие разновидности, промежуточные между скалистым и почтовым голубем, вымерли, и почтовые голуби, занимающие по существенному признаку — длине клюва — крайнее место, возникли раньше, чем коротноклювые турманы, которые в этом отношении занимают в данном ряду противоположное место.

Заключение о том, что органические остатки какой-нибудь промежуточной формации являются в известной степени промежуточными по своему характеру, стоит в тесном соотношении с защищаемым всеми палеонтологами фактом, что ископаемые из двух последовательных формаций более тесно связаны между собой, чем ископаемые двух отдаленных друг от друга формаций. Пикте приводит хорошо известный пример общего сходства органических остатков в различных ярусах меловой формации, причем виды в каждом ярусе различны. Этот факт сам по себе, в силу его всеобщности, заставил проф. Пикте заколебаться в его уверенности в том, будто виды неизменяемы. Тот, кто знаком с распространением ныне живущих видов на земном шаре, это близкое сходство различных видов в двух близко следующих одна за другою формациях не станет объяснять тем, что физические условия древних областей оставались почти одинаковыми. Нужно помнить, что формы жизни, по крайней мере населяющие моря, претерпели изменения почти одновременно по всему свету и, следовательно, при совершенно различных климатах и условиях. Припомним удивительные климатические превратности плейстоценового периода, заключающего и всю ледниковую эпоху, и заметим, как мало они воздействовали на видовые формы обитателей моря.

С точки зрения теории общности происхождения совершенно понятно, что ископаемые остатки из близко следующих одна за другой формаций тесно между собой связаны, хотя и относятся к различным видам. Так как накопление каждой формации часто прерывалось и так как между последовательными формациями существуют большие пробелы, то, как я пытался показать в предыдущей главе, мы не можем и рассчитывать найти в какой-нибудь одной или в двух формациях все промежуточные разновидности между видами, возникшими в начале и в конце этих перио-

дов; но после таких перерывов, очень долгих, если измерять их годами, и не очень продолжительных, если измерять их геологически, мы можем найти близкородственные формы или, как их называют некоторые авторы, замещающие виды, и их мы действительно находим. Одним словом, мы находим именно такие доказательства медленных едва уловимых мутаций (mutations) видовых форм, какие мы имеем право ожидать.

О степени развития древних форм сравнительно с ныне живущими

[5]Мы уже видели в IV главе, что степень дифференциации и специализации частей органического существа, достигшего зрелости, является, как можно полагать, наилучшим показателем степени его совершенства или высоты. Равным образом мы видели, что специализация частей служит преимуществом для каждого существа; поэтому естественный отбор имеет склонность делать организацию каждого существа более специализированной и совершенной и в этом смысле более высокой; наряду с этим естественный отбор может сохранить многие существа с простой и неусовершенствованной структурой, приспособленные к простым условиям жизни, и в некоторых случаях даже может понижать или упрощать организацию, что делает такие упрощенные существа лучше приспособленными к новым условиям их жизни.[5] Новые виды превосходили своих предшественников в силу иного и более общего пути, а именно в борьбе за жизнь они одерживали верх над прежними формами, с которыми им приходилось конкурировать. Мы можем заключить отсюда, что если бы при климатических условиях, почти одинаковых, эоценовым обитателям земного шара пришлось конкурировать с современными обитателями, последние одолели и истребили бы первых, подобно тому как эоценовые — вторичных и вторичные — палеозойских. [6]Таким образом, и в силу этого основного критерия, а именно победе в битве за жизнь, а также в силу критерия специализации органов новые формы должны быть, согласно с теорией естественного отбора, выше древних. Так ли это на самом деле? Огромное большинство палеонтологов ответило бы на это утвердительно, и, кажется, этот ответ нужно признать верным, хотя и трудно это доказать.

Нельзя считать серьезным возражение против этого вывода то обстоятельство, что некоторые Brachiopods мало модифицировались со времени крайне отдаленной геологической эпохи и что некоторые наземные и пресноводные моллюски остались почти теми же самыми с того времени, когда, насколько мы знаем, они впервые появились. Не представляет непреодолимого затруднения и то, что Foraminifera, по утверждению д-ра Карпентера (Carpenter), не прогрессировали в своей организации даже со времени лаврентьевской эпохи, потому что некоторые организмы должны остаться приспособленными к простым условиям жизни, а какие же организмы могут быть лучше к ним приспособлены, чем эти низкоорганизованные Protozoa? Возражения, подобные вышеуказанным, были бы роковыми для моей теории, если бы повышение организации предполагалось ею как

необходимое условие. Равным образом они были бы роковыми, если бы можно было доказать, что, например, вышеназванные Foraminifera впервые появились в лаврентьевскую эпоху или вышеупомянутые Foraminifera в кембрийскую эпоху, потому что тогда не было бы достаточно времени для достижения этими организмами той степени развития, какой они достигли в эти эпохи. Но раз они достигли данной степени развития, с точки зрения теории естественного отбора совсем нет необходимости, чтобы они продолжали развиваться дальше, хотя они и должны в каждую следующую эпоху слегка модифицироваться, чтобы удерживать свои места при слабых переменах в их условиях. Приведенные выше возражения тесно зависят от вопроса, знаем ли мы действительно, насколько стар наш мир и в какие периоды различные формы жизни впервые появлялись; об этом можно еще много спорить.

Подвинулась ли действительно организация в целом — проблема во многих отношениях крайне сложная. Геологическая летопись, неполная и в отношении всех периодов, не простирается до столь отдаленных времен, чтобы обнаружить с несомненною ясностью, что в продолжение известной нам истории мира организация значительно подвинулась. Даже и в настоящее время, рассматривая представителей одного и того же класса, натуралисты не согласны между собой в том, какие формы следует считать высшими. Так, одни считают селахий, или акул, высшими представителями рыб, потому что они некоторыми важными чертами строения приближаются к пресмыкающимся; другие считают высшими костистых рыб. Ганоидных рыб ставят между селахиями и костистыми; последние в настоящее время представляют группу, по числу форм значительно преобладающую, но раньше существовали одни только селахии и ганоидные; и в данном случае мы можем решить, повысились или деградировали рыбы в своей организации, только согласно с тем, какой критерий высоты организации мы пожелаем избрать. Попытки сравнивать в отношении высоты организации представителей различных типов совершенно безнадежны; кто решит, выше ли каракатица, чем пчела, — это насекомое, которое великий фон Бэр считал «фактически выше организованным, чем рыбы, хотя по другому типу». [6, 7] В сложной борьбе за жизнь вполне вероятно, что ракообразные, не очень высокоорганизованные в пределах своего класса, могли бы одолеть головоногих — высших моллюсков; и такие ракообразные, хотя и не высокоразвитые, должны быть поставлены весьма высоко в ряду беспозвоночных животных, если оценивать их с помощью самого убедительного из всех испытаний — закона борьбы. Помимо этих присущих самому предмету трудностей в решении вопроса о том, какие формы наиболее повысились в своей организации, мы не должны сравнивать одних только высших представителей какого-либо класса, существовавших в два каких-нибудь периода, хотя несомненно, это — важный и, может быть, самый важный элемент при подведении итогов; но мы должны сравнивать всех представителей, низших и высших, за два данных периода. В некоторую древнюю эпоху многочисленными были высшие и низшие моллюски, именно головоногие и плеченогие; в настоящее время обе эти группы сильно сократились, между тем как другие, промежуточные по

организации, значительно возросли по численности; вследствие этого некоторые натуралисты держатся того мнения, что моллюски достигали прежде более высокого развития, чем ныне; но и в пользу противоположного мнения можно привести еще более веский довод, а именно сильное сокращение плеченогих и тот факт, что наши нынешние головоногие хотя и немногочисленны, но более высоко организованы, чем их древние представители. Мы должны также сравнивать относительное количество высших и низших классов за два каких-либо периода для всей земной поверхности; если, например, в настоящее время существует 50 тысяч различных форм позвоночных животных и если бы мы знали, что в некоторый прежний период существовало их только 10 тысяч, мы могли бы смотреть на это увеличение числа форм в высшем классе, предполагающее большое сокращение числа низших форм, как на решительное повышение организации во всем мире. Мы видим отсюда, как безнадежно трудно при таких крайне сложных отношениях сравнивать с полной правильностью относительную высоту организации не вполне естественных фаун последовательных периодов.[7]

Мы еще яснее оценим эту трудность, изучая некоторые ныне существующие фауны и флоры. Необыкновенная быстрота, с какой европейские формы распространились в недавнее время в Новой Зеландии и захватили места, занятые раньше туземными формами, дает нам право думать, что если бы все животные и растения Великобритании были водворены в Новой Зеландии, весьма многие британские формы со временем вполне натурализовались бы там и вытеснили бы многие туземные формы. С другой стороны, едва ли хоть один обитатель южного полушария одичал где-нибудь в Европе; исходя из этого факта, мы имеем полное основание сомневаться в том, чтобы новозеландские формы, будучи все водворены в Великобритании, могли в сколько-нибудь значительном числе захватить места, занятые ныне нашими отечественными растениями и животными. С этой точки зрения формы из Великобритании стоят выше в ряде, чем новозеландские. И, несмотря на это, самый сведущий естествоиспытатель, изучивший виды той и другой страны, не мог бы предвидеть такого результата.

Агассиц и некоторые другие компетентные судьи утверждают, что древние животные сходны до известной степени с зародышами современных животных того же самого класса и что геологическая последовательность вымерших форм почти параллельна с эмбриологическим развитием форм нынешних. [8]Такой взгляд удивительно согласуется с нашей теорией. В одной из последующих глав я постараюсь показать, что взрослая форма отличается от своего зародыша вследствие тех вариаций, которые наступают уже не в самом раннем возрасте и появляются в унаследованном виде в соответствующем возрасте.[8] Этот процесс, хотя он и оставляет зародыш почти без изменений, постоянно накапливает в последовательных поколениях все большие и большие отличия у взрослых. Таким образом, зародыш представляет собой как бы сохраняемый природой портрет прежнего и менее модифицированного состояния вида. Возможно, что это положение верно, но едва ли можно будет его когда-нибудь доказать. Если, например, мы видим, что древнейшие известные нам млекопитающие,

пресмыкающиеся и рыбы безусловно принадлежат к современным классам этих животных, хотя некоторые из этих древних форм несколько менее отличаются друг от друга, чем нынешние типичные представители тех же самых групп, тщетно было бы искать животных с общими эмбриологическими чертами позвоночных, пока не открыты богатые ископаемые слои много ниже самых нижних кембрийских слоев, но на это открытие мало надежды.

О сукцессии одних и тех же типов в пределах одних и тех же областей в течение позднейших третичных периодов

Уже много лет назад м-р Клифт (Clift) показал, что ископаемые млекопитающие из австралийских пещер близкородственны ныне живущим сумчатым этого континента. В Южной Америке даже неподготовленный наблюдатель подмечает подобные же соотношения при виде найденных в разных местностях Ла-Платы кусков гигантского панциря, подобного панцирю броненосца; проф. Оуэн поразительнейшим образом доказал, что бо́льшая часть ископаемых млекопитающих, погребенных там в таком изобилии, относится к южноамериканским типам. Эти соотношения обнаруживаются еще яснее в замечательной коллекции ископаемых костей, собранной г-ми Ландом (Lund) и Клаусеном (Clausen) в пещерах Бразилии. Эти факты произвели на меня такое сильное впечатление, что в 1839 и 1845 гг. я выступил горячим защитником этого «закона сукцессии типов», «этого удивительного соотношения между отжившим и продолжающим жить на одном и том же континенте». Впоследствии проф. Оуэн распространил то же обобщение и на млекопитающих Старого Света. Тот же самый закон открывается и в данных этим автором реставрациях вымерших гигантских птиц Новой Зеландии. Мы видим его также и на птицах из бразильских пещер. М-р Вудуард (Woodward) показал, что этот закон применим и к морским моллюскам, но благодаря широкому распространению большинства моллюсков он не так ясно на них обнаруживается. Можно указать еще и другие случаи, например соотношение между вымершими и ныне живущими пресноводными моллюсками Мадейры или между вымершими и ныне живущими полупресноводными моллюсками Арало-Каспийского моря.

Но что именно выражает собой этот замечательный закон сукцессии одних и тех же типов в пределах одних и тех же областей? Нужно быть очень самоуверенным, чтобы, сравнив нынешний климат Австралии и частей Южной Америки под той же широтой, решиться, с одной стороны, объяснить несходство обитателей этих двух континентов различием физических условий, а с другой стороны, сходством условий объяснить существование тех же самых типов на каждом континенте в позднейшие эпохи третичного периода. Нельзя также ссылаться на то, что существует непреложный закон, по которому сумчатые должны были главным образом или исключительно образоваться в Австралии, или что неполнозубые и другие американские типы должны были образоваться только в Южной Америке. Известно ведь, что Европа в древние времена была населена

многочисленными сумчатыми, а в упомянутых выше сочинениях я показал, что в Америке закон распространения наземных млекопитающих прежде был иной, чем теперь. Северная Америка обнаруживала прежде сильное сходство с современным характером южной половины континента, и южная половина континента находилась прежде в более тесном, чем теперь, родстве с северной половиной. Подобным же образом из открытий Фолкнера и Котли (Cautley) мы знаем, что северная Индия по фауне млекопитающих находилась в прежние времена в более тесной, чем теперь, связи с Африкой. Можно привести аналогичные факты и относительно распространения морских животных.

Теория общности происхождения, сопровождаемая модификациями, сразу объясняет великий закон долго длящейся, но не безусловной сукцессии одних и тех же типов в пределах одних и тех же областей; поэтому обитатели каждой части света, конечно, будут иметь склонность оставлять в той же области близкородственных, но до некоторой степени модифицированных потомков в течение ближайшего следующего периода времени. Если обитатели одного континента прежде сильно отличались от обитателей другого, то и их модифицированные потомки продолжают отличаться почти также и в той же степени. Но по истечении очень длинных промежутков времени и после больших географических перемен, допускающих в значительных размерах взаимное переселение, формы более слабые будут вытеснены доминирующими формами и в результате не будет ничего неизменного в распространении органических существ.

Может быть, кто-нибудь спросит в шутку, допускаю ли я, что мегатерий и другие родственные ему громадные чудовища, жившие прежде в Южной Америке, оставили после себя ленивца, броненосца и муравьеда как своих выродившихся потомков. Это ни на минуту не может быть допущено. Эти гигантские чудовища полностью вымерли и не оставили потомства. Но в пещерах Бразилии было найдено много вымерших видов, близко сходных по величине и по всем другим признакам с видами, живущими еще и теперь в Южной Америке, и некоторые из этих ископаемых могли быть действительными предками ныне живущих видов. Не следует забывать, что, согласно нашей теории, все виды одного и того же рода суть потомки какого-нибудь одного вида; так что, если в какой-нибудь геологической формации найдено шесть родов, имеющих каждый по восьми видов, и в следующей за ней формации — шесть других близких или замещающих родов с тем же числом видов в каждом, мы можем заключить отсюда, что в общем только один вид каждого из более древних родов оставил модифицированных потомков, которые и образуют новые роды, заключающие в себе разные виды; другие же семь видов каждого древнего рода вымерли и не оставили потомства. Возможен и другой, наиболее обыкновенный случай: два или три вида только в двух или трех из шести древних родов становятся родоначальниками новых родов, а другие виды этих родов и другие целые роды совершенно исчезают. В отрядах, которые клонятся к упадку и в которых замечается сокращение числа родов и видов, как у южноамериканских неполнозубых, еще меньшее число родов и видов оставляет модифицированных кровных потомков.

Краткий обзор предыдущей и настоящей главы

Я пытался показать, что геологическая летопись в высшей степени неполна; только небольшая часть земного шара тщательно исследована геологами; только некоторые классы органических существ в изобилии сохранились в ископаемом состоянии; число как экземпляров, так и видов, сохраняющихся в наших музеях, совершенно ничтожно по сравнению числом поколений, сменявших друг друга в продолжение одной формации; так как опускание является почти необходимым условием для накопления осадков, богатых разнообразными ископаемыми видами и достаточно мощных, чтобы противостоять будущему разрушению, то между нашими последовательными формациями должны были протекать большие промежутки времени; вымирание должно было преобладать в периоды опускания, а вариации — в периоды поднятия и что памятники последних периодов сохранились менее полно; каждая отдельная формация не отлагалась непрерывно; продолжительность каждой формации, вероятно, коротка сравнительно со средней продолжительностью видовых форм; миграции играли важную роль в первом появлении новых форм в какой-нибудь области и формации; широко распространены те виды, которые наиболее часто изменялись и наиболее часто давали начало новым видам; разновидности первоначально были локальными; и, наконец, хотя каждый вид и должен был пройти через многочисленные переходные стадии, периоды, в продолжение которых каждый вид подвергался модификации, хотя и многочисленные, и продолжительные, если измерять их годами, были, вероятно, непродолжительны по сравнению с теми периодами, в течение которых каждый вид оставался в неизменном состоянии.[9] Эти причины, вместе взятые, в значительной мере объясняют, почему мы, хотя и находим многие звенья, все-таки не находим тех бесчисленных разновидностей, которые связывали бы вместе незаметными градуальными шагами все вымершие и существующие формы.[10] Следует также постоянно иметь в виду, что могущая нам встретиться связующая разновидность между двумя формами может быть сочтена за новый и самостоятельный вид, если только не удалось восстановить всю цепь переходов, потому что нельзя утверждать, будто у нас есть надежный критерий, по которому можно различать виды от разновидностей.[10]

Кто не согласится признать неполноту геологической летописи, тот вправе отвергнуть и всю мою теорию. Действительно, он тщетно будет спрашивать, где те бесчисленные переходные звенья, которые должны были в прошедшие времена связывать близкородственные или замещающие виды, найденные в последовательных ярусах одной и той же большой формации? Он не поверит, что огромные промежутки времени должны были протекать между нашими последовательными формациями; он не обратил внимания на ту важную роль, какую играли миграции по отношению к формациям какой-нибудь одной великой области, например Европы; он может настойчиво указывать на видимое, хотя часто лишь обманчивое, внезапное появление целых групп видов. Он может спросить, где же остатки этих бесчисленных организмов, которые должны были существовать

задолго до отложения кембрийской системы? Мы знаем теперь, что по крайней мере одно животное наверное тогда существовало; но я могу ответить на этот последний вопрос только тем предположением, что там, где теперь расстилаются наши океаны, они существовали в течение огромного периода времени, и что там, где теперь находятся наши колеблющиеся континенты, они находились со времени начала кембрийской системы; но задолго до этой эпохи мир представлял совершенно иную картину, и древнейшие континенты, сложенные из формаций более древних, чем все нам известные, сохранились теперь только в виде остатков в метаморфизированном состоянии или до сих пор еще погребены под океаном.

Не считая этих трудностей, другие основные и руководящие факты палеонтологии удивительно согласуются с теорией общности происхождения, сопровождаемого модификацией, посредством вариации и естественного отбора. Мы можем, таким образом, понять, почему новые виды возникают медленно и последовательно; почему виды различных классов не изменяются обязательно все вместе или одинаково быстро, или в одинаковой степени, и, однако, с течением времени все до известной степени претерпевают модификацию. Вымирание древних форм является почти неизбежным следствием возникновения новых форм. Мы можем понять, почему вид, раз исчезнувший, никогда не появляется вновь. Группы видов медленно увеличиваются в числе и существуют в течение неодинаковых периодов времени, потому что процесс модификации обязательно должен идти медленно и зависит от многих сложных условий. Доминирующие виды, относящиеся к обширным и доминирующим группам, имеют тенденцию оставить многих модифицированных потомков, которые образуют новые подгруппы и группы. Как только они образовались, виды менее сильных групп, как унаследовавшие от общего предка некоторое несовершенство, обнаруживают тенденцию вымирать все вместе и не оставить модифицированного потомства на земле. Но окончательное вымирание целой группы видов было иногда очень медленным вследствие переживания немногих потомков, долго остающихся в защищенных и изолированных местностях. Если какая-нибудь группа совершенно исчезла, она не появляется вновь, потому что цепь поколений прервана.

Мы можем понять, почему доминирующие формы, распространенные широко и дающие наибольшее число разновидностей, имеют наклонность населить мир близкими к ним, но модифицированными потомками, и эти последние обычно с успехом вытесняют группы, уступающие им в борьбе за существование. Вследствие этого после долгих промежутков времени кажется, будто органическое население земного шара подвергалось изменению одновременно.

Мы можем понять, почему все формы жизни, древние и современные, все вместе образуют немногие большие классы. Мы можем понять, благодаря постоянной склонности к дивергенции признаков, почему чем древнее какая-нибудь форма, тем более она, вообще говоря, отличается от ныне живущей; почему древние и вымершие формы часто склонны заполнять промежутки между ныне существующими формами, иногда связывая в одно целое две группы, считавшиеся раньше отдельными, но чаще только

несколько больше сближая их между собой. Чем древнее какая-нибудь форма, тем чаще она занимает положение, в некоторой степени промежуточное между группами, ныне самостоятельными, потому что чем древнее форма, тем она теснее связана, а следовательно, и более сходна с общим предком групп, с тех пор далеко дивергировавших. Вымершие формы лишь редко бывают промежуточными непосредственно между формами, ныне существующими, но они промежуточны лишь длинным и окольным путем, идущим через различные другие вымершие формы. Нам становится ясным, почему органические остатки из какой-нибудь промежуточной формации промежуточны и по своим признакам.

Обитатели мира в каждый последовательный период его истории побеждали своих предшественников в битве за жизнь, в этом смысле они выше своих предшественников и их органы сделались в общем более специализированными; в этом заключается объяснение того общего мнения, разделяемого столь многими палеонтологами, что организация в целом прогрессировала. Вымершие и древние животные сходны до известной степени с зародышами более поздних животных, принадлежащих к тем же классам, и этот изумительный факт получает простое объяснение согласно нашей теории. Последовательность одних и тех же типов строения в одних и тех же областях в позднейшие геологические периоды перестает быть загадочной и становится понятной на основании принципа наследственности.

Итак, если геологическая летопись настолько неполна, как многие думают, а можно по крайней мере утверждать, что нельзя отстаивать ее полноту, то главные возражения против теории естественного отбора в значительной степени ослабляются или исчезают. С другой стороны, все главные законы палеонтологии ясно, как мне кажется, свидетельствуют, что виды произошли путем обычного зарождения, причем старые формы вытеснялись новыми и улучшенными формами жизни — этими продуктами Вариации и Выживания наиболее приспособленного.

Глава XII

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ

Современное распространение не может быть объяснено разницей в физических условиях. — Значение преград. — Родство органических форм одного и того же материка. — Центры творения. — Способы расселения при переменах в климате и уровне суши, а также при помощи случайных средств. Расселение в течение ледникового периода. — Чередование ледниковых периодов на севере и юге.

При изучении распространения органических существ на поверхности земного шара нас поражает прежде всего тот замечательный факт, что ни сходство, ни различия между обитателями разных областей не могут быть вполне объяснены климатическими и другими физическими условиями. В последнее время к такому заключению пришел почти каждый из занимавшихся этим вопросом. И чтобы доказать его справедливость, почти достаточно примера, представляемого одной Америкой. Так, если мы исключим полярную и северную умеренную области, все авторы согласятся, что в числе самых основных подразделений в географическом распространении представляются Новый и Старый Свет, хотя, странствуя по обширному Американскому материку, начиная с центральных частей Соединенных Штатов и кончая его наиболее южным пунктом, мы встречаемся с самыми разнообразными условиями почти при любой температуре: влажными областями, безводными пустынями, высокими горами, травянистыми равнинами, лесами, болотами, озерами и большими реками. Вряд ли имеется такой климат или условие в Старом Свете, которому не нашлось бы соответствующего в Новом, по крайней мере настолько, насколько это необходимо для одного и того же вида. Несомненно, в Старом Свете можно указать небольшие области более жаркие, чем в Новом, но их фауна не отличается от фауны окружающих областей, так как редко группа организмов бывает приурочена к небольшой области, отличающейся своеобразными условиями только в слабой степени. И несмотря на этот общий параллелизм в физических условиях Старого и Нового Света, как велико различие между их населением!

В южном полушарии, сравнивая обширные пространства суши в Австралии, Южной Африке и на западе Южной Америки между 25 и 35° широты, можно найти области, до крайности сходные по всем своим физическим условиям, и в то же время едва ли можно указать три более различные фауны и флоры. Кроме того, сравните две группы форм Южной

Америки, к югу от 35° широты и к северу от 25° широты, следовательно, разделенные пространства в 10° широты и подвергающиеся весьма различным условиям; мы найдем, тем не менее, что они несравненно теснее связаны друг с другом, чем с формами Австралии и Африки, обитающими почти в тех же самых климатических условиях. Аналогичные факты можно привести и для обитателей морей.

При нашем общем обзоре другой важный факт поражает нас: разного рода преграды или препятствия для свободной миграции находятся в самой тесной и важной связи с различиями между формами из разных областей. Мы усматриваем это в глубоком различии почти у всех наземных форм Нового и Старого Света; исключение составляют северные части, где материки почти соединяются и где при несколько ином климате могла происходить свободная миграция северных умеренных форм, подобно тому, как это происходит теперь только для собственно полярных форм. Тот же факт обнаруживается и в глубоком различии между обитателями Австралии, Африки и Южной Америки, взятыми на одной и той же широте, так как эти страны всегда изолированы друг от друга насколько только возможно. Таким образом, мы встречаемся с тем же фактом на каждом материке; в частности, на противоположных сторонах высоких и непрерывных горных цепей, обширных пустынь, даже больших рек мы находим различные формы; но так как горные цепи, пустыни и пр. не настолько непроходимы, как океаны, разделяющие материки, и, по всему вероятию, существуют не столь продолжительное время, то разница в этих случаях гораздо меньше, чем разница между различными материками.

Обращаясь к океану, мы встречаемся с тем же законом. Морские обитатели восточных и западных берегов Южной Америки различны, исключая немногих общих обоим берегам моллюсков, ракообразных и иглокожих; но д-р Гюнтер недавно показал, что на противоположных берегах Панамского перешейка живет около 30 % одних и тех же рыб, что заставило натуралистов предположить, что перешеек был некогда проходим. На запад от берегов Америки тянется обширное пространство открытого океана, где нет ни одного острова, на котором могли бы осесть переселенцы; в этом случае мы сталкиваемся с преградой другого рода, и, как скоро минуем ее, на восточных островах Тихого океана встречаем другую и притом совершенно отличную фауну. Таким образом, три морские фауны распространены в северном и южном направлениях параллельно друг другу и недалеко одна от другой в соответствующих климатических условиях, но, будучи отделены друг от друга непреодолимыми преградами, будет ли это суша или открытое море, они почти совершенно различны. С другой стороны, направляясь еще далее на запад от восточных островов тропических частей Тихого океана, мы не встречаем непреодолимых преград и находим или бесчисленные острова в качестве мест для поселения или непрерывную береговую линию, пока, наконец, не пересечем полушария и не подойдем к берегам Африки; и на всем этом обширном пространстве мы не встречаем резко разграниченных и различных морских фаун. Хотя очень немногие морские животные общи трем вышеупомянутым соседним фаунам восточного и западного побережья Америки и

восточных островов Тихого океана, но многие рыбы проникают из Тихого в Индийский океан и многие моллюски общи восточным островам Тихого океана и восточным берегам Африки, которые лежат почти под противоположными меридианами.

Третий важный факт, отчасти уже заключающийся в предыдущих данных, состоит в родстве форм одного и того же материка или моря, хотя виды могут быть различны в разных местах и стациях. Это чрезвычайно общий закон, доказанный бесчисленными примерами на каждом материке. Тем не менее натуралист, странствуя, например, с севера на юг, всегда поражается тем, как группы близких, но представляющих видовые отличия форм последовательно замещают друг друга. Он слышит, что близкие, но все-таки различающиеся виды птиц имеют почти одинаковый голос, видит, что их гнезда очень похожи, хотя и не вполне сходны по постройке, и окраска яиц почти одинакова. Равнины, расстилающиеся у Магелланова пролива, населены одним видом Rhea (американского страуса), а лежащие севернее равнины Ла-Платы — другим видом того же рода, но не настоящим страусом и не эму, сходными с теми, которые под той же широтой живут в Африке и Австралии. На тех же равнинах Ла-Платы мы видим агути и вискашу — животных, очень сходных по своему образу жизни с нашими зайцами и кроликами и принадлежащих также к отряду грызунов, но с резко выраженным американским типом организации. Поднимаясь на высокие пики Кордильеров, мы находим альпийский вид вискаши; в водах вместо бобра и выхухоли мы встречаем коипу и капибару — грызунов южноамериканского типа. Можно привести бесчисленное множество и других примеров. Так, на островах, лежащих у американского побережья, как бы ни были они различны в геологическом отношении, обитатели всегда резко выраженного американского типа, хотя все они могут быть представлены своеобразными видами. Обращаясь к далекому прошлому, мы находим, как это показано в предыдущей главе, американские типы доминирующими как на Американском материке, так и в американских морях. В этих фактах мы видим глубокую органическую связь, существующую во времени и пространстве на известной площади суши или воды независимо от физических условий. И не любознателен тот натуралист, который не задается вопросом, что означает эта связь.

Эта связь есть просто наследственность, та единственная причина, которая, как мы это положительно знаем, обусловливает образование организмов или совершенно сходных, или, как это имеет место у разновидностей, близко сходных. Несходство между обитателями разных областей может быть приписано их модификации посредством вариации и естественного отбора и, вероятно, в меньшей степени определенному влиянию различных физических условий. Степень несходства зависит от того, насколько была затруднена миграция доминирующих форм жизни из одной области в другую в более или менее отдаленные периоды, от свойств и численности предшествующих мигрантов и от влияния одних обитателей на других, ведущего к сохранению различных модификаций; взаимное отношение организмов в борьбе за жизнь, как это мною уже неоднократно отмечалось, явля ется самым важным из всех отношений. Отсюда — важное

значение преград, задерживающих миграцию, чем дается время для медленного процесса модификации посредством естественного отбора. Широко распространенные, обильные особями виды, которые победили уже многих конкурентов в своих обширных коренных областях, имеют также наилучшую возможность для захвата новых мест, когда они попадают в новые страны. На своей новой родине они должны попасть в новые условия и часто подвергаются дальнейшей модификации и улучшению; вследствие этого они станут еще более способными к победе и произведут группы модифицированных потомков. Основываясь на этом принципе наследственности и модификации, можно понять тот столь обыкновенный и хорошо известный факт, что подразделения рода, целые роды и даже семейства ограничены в своем распространении одними и теми же областями.

Как было замечено в предыдущей главе, у нас нет никаких доказательств существования какого-либо закона предопределенного развития. Так как изменчивость каждого вида есть независимое свойство и будет использовано естественным отбором лишь до тех пор, пока оно полезно каждой особи в ее сложной борьбе за жизнь, то величина модификации разных видов не может быть однородной. Если бы несколько видов после длительной взаимной конкуренции в их коренной области целиком мигрировало в новую область, которая впоследствии оказалась изолированной, то они были бы мало подвержены модификации, потому что ни миграция, ни изоляция сами по себе никак не влияют. Эти факторы действуют только тем, что ставят организмы в новые отношения друг к другу и в меньшей степени к окружающим их физическим условиям. Как мы видели в предыдущей главе, некоторые формы почти сохранили присущее им своеобразие со времени чрезвычайно отдаленного геологического периода, точно так же некоторые виды мигрировали на огромные расстояния и мало или совсем не модифицированы.

Согласно этим взглядам, очевидно, что виды одного рода, хотя бы населяющие самые отдаленные друг от друга части света, должны были первоначально выйти из одного места, так как они произошли от общего предка. По отношению к тем видам, которые в течение всех геологических периодов претерпели лишь незначительные модификации, нетрудно доказать, что они расселились из одной области, потому что на протяжении значительных географических и климатических перемен, имевших место с древнейших времен, миграции могли происходить почти в неограниченных размерах. Но во многих других случаях, когда мы имеем основание думать, что виды одного рода произошли в сравнительно недавнее время, это представляет значительные трудности. Точно так же очевидно, что особи одного и того же вида, хотя живущие ныне в отдаленных друг от друга и изолированных областях, должны были расселиться из одного места, где первоначально возникли их родители, потому что, как это было объяснено, невероятно, чтобы совершенно сходные между собой особи могли произойти от родителей, принадлежавших к различным видам.

Единые центры предполагаемого творения

Мы подошли к вопросу, который многократно обсуждался натуралистами, а именно: был ли создан каждый вид в одном или нескольких местах на поверхности земного шара. Конечно, есть много случаев, когда очень трудно понять, каким образом один и тот же вид мог мигрировать из какого-либо одного места в разные отдаленные и изолированные пункты, где его теперь находят. Тем не менее простота воззрения, по которому каждый вид образовался первоначально в одной только области, пленяет наш ум. Кто отбрасывает это воззрение, тот отвергает и vera causa обыкновенного зарождения и следующей за ним миграции и призывает на помощь чудо. Всеми признано, что в большинстве случаев ареал каждого вида бывает непрерывным; и если растение или животное встречается в двух пунктах, настолько отдаленных друг от друга или разделенных промежутком такого характера, что разделяющее их пространство представляет препятствие для миграции, то такой случай выделяется как нечто замечательное и исключительное. Неспособность миграции через обширное море выступает для наземных млекопитающих, может быть, яснее, чем для всякого другого органического существа, и все-таки мы не находим ничего необъяснимого в присутствии одних и тех же млекопитающих в различных пунктах земного шара. Ни один геолог не видит затруднения в том, что Британские острова имеют тех же четвероногих, что и остальная Европа, так как, без сомнения, они были некогда соединены друг с другом. Если же один и тот же вид может возникнуть в двух разных пунктах, то почему мы не находим ни одного млекопитающего, общего Европе с Австралией или с Южной Америкой? Условия существования там и здесь настолько одинаковы, что множество европейских животных и растений натурализовалось в Америке и Австралии и некоторые аборигенные растения этих отдаленных пунктов северного и южного полушария идентичны. Ответ на это, я думаю, состоит в том, что млекопитающие не способны мигрировать через обширные и разделенные пространства, тогда как некоторые растения совершили эту миграцию благодаря имеющимся у них различным средствам к расселению. Огромное и важное значение всевозможных преград понятно только с той точки зрения, что большинство видов образовалось по одну сторону преграды и не могло переселиться на противоположную. Немногие семейства, многие подсемейства, очень многие роды и еще большее число видовых подразделений приурочены к единственной области; кроме того, различными натуралистами замечено, что наиболее естественные роды, т. е. такие, виды которых очень тесно связаны между собой, обыкновенно приурочены к одной области или, если имеют широкое распространение, то занимают непрерывные области. Было бы очень странно, если бы совершенно противоположное этому наблюдалось в том случае, когда мы спустимся ступенью еще ниже в том же ряду, дойдем до особей одного и того же вида, и вдруг они, по крайней мере с самого начала, не оказались бы приуроченными к одной области.

Поэтому мне, как и многим другим натуралистам, кажется наиболее

вероятным воззрение, по которому каждый вид образовался первоначально только в одной области и впоследствии мигрировал отсюда так далеко, как это ему позволили его способности к миграции и существованию в условиях прошлого и настоящего времени. Несомненно, есть немало случаев, когда мы не можем объяснить, каким образом один и тот же вид мог попасть из одного пункта в другой. Но географические и климатические перемены, которые, наверное, происходили в течение позднейших геологических периодов, могли прервать первоначально сплошные области распространения многих видов. Таким образом, мы должны обсудить, настолько ли многочисленны и так ли важны по своему значению исключения из правила о непрерывной области распространения, чтобы это могло заставить нас отказаться от правдоподобного в силу общих соображений воззрения, что каждый вид образовался в одной области и затем мигрировал отсюда насколько возможно далеко. Было бы до крайности утомительно обсуждать все те отдельные случаи, когда ныне живущие виды занимают различные и обособленные места, и я ни на минуту не претендую на то, что в отношении многих случаев может быть предложено какое-нибудь объяснение. Но после некоторых предварительных замечаний я рассмотрю несколько наиболее замечательных групп фактов: во-первых, существование одного и того же вида на вершинах отдаленных друг от друга горных цепей и в разных местах арктической и антарктической областей; во-вторых (в следующей главе), широкое распространение пресноводных форм; и, в-третьих, существование одних и тех же наземных видов на островах и на ближайших к ним материках, хотя иногда они разделены сотнями миль открытого моря. Если существование одного и того же вида в отдаленных друг от друга и изолированных пунктах земного шара может быть во многих случаях объяснено миграцией каждого вида из единого места происхождения, и, принимая во внимание наше незнание минувших климатических и географических перемен, а также различные способы переселения время от времени, мне кажется несравненно более правильной идея о том, что единство места происхождения есть закон.

Разбирая этот вопрос, мы в то же время должны обсудить одну из важных для нас сторон его, а именно: могут ли различные виды одного рода, происшедшие, согласно нашей теории, от общего предка, расселиться из какой-либо одной области, подвергаясь во время миграции модификации? Если бы в том случае, когда бо́льшая часть видов одной области отличается от видов другой, но находится с ними в тесном родстве, удалось доказать, что миграция из одной области в другую, вероятно, произошла в некоторый более ранний период, то наше общее заключение нашло бы себе значительное подкрепление, так как такое объяснение, очевидно, согласно с принципом общности происхождения, сопровождаемого модификацией. Вулканический остров, например, поднявшийся и образовавшийся на расстоянии нескольких сотен миль от материка, в течение некоторого времени, вероятно, получил бы с материка небольшое число колонистов, и потомки последних, хотя и модифицированные, еще могут сохранить под влиянием наследственности черты сходства с обитателями материка.

Подобные случаи обычны и, как мы увидим далее, необъяснимы с точки зрения независимого творения. Такой взгляд на отношения видов одной области к видам другой не отличается существенно от мнения м-ра Уоллеса, который приходит к заключению, что «каждый вид начинает свое существование, находясь в тесной связи как во времени, так и в пространстве с предшествовавшим ему близкородственным видом». В настоящее время хорошо известно, что эту связь он объясняет общим происхождением, сопровождаемым модификацией.

Вопрос о существовании единого или нескольких центров творения отличается от другого, хотя и близкого вопроса, именно: произошли ли все особи одного вида от единственной пары или от единственной гермафродитной особи или, как предполагают некоторые авторы, от многих особей, созданных одновременно. У таких организмов, которые никогда не скрещиваются, если только такие существуют, каждый вид должен был возникнуть в результате последовательного ряда модифицированных разновидностей, вытеснявших друг друга, но никогда не соединявшихся с другими особями или разновидностями того же вида; по этой причине на каждой последовательной стадии модификации все особи одной и той же формы произойдут от единственного родителя. Но в большинстве случаев именно у всех тех организмов, которые обычно соединяются для каждого рождения или свободного скрещивания время от времени, особи одного вида, живущие в одном ареале, останутся почти однообразными благодаря скрещиванию; вследствие этого многие особи должны претерпевать одновременно модификацию, и величина модификации на каждой стадии не определяется происхождением от единственного родителя. Поясню свою мысль на примере: наша английская скаковая лошадь отличается от всех других пород лошадей, но своими отличительными особенностями и превосходством она обязана не происхождению от единственной пары, а постоянному тщательному отбору и тренированности многих особей каждого поколения.

Прежде чем обсудить три категории фактов, выбранных мною в качестве таких, которые представляют наибольшую трудность для теории «единых центров творения», я должен сказать несколько слов о способах расселения.

Способы расселения

Этот вопрос уже разбирался сэром Ч. Лайеллем и другими авторами. Я, со своей стороны, могу представить здесь очень краткий обзор наиболее важных фактов. Перемены в климате должны были оказать сильнейшее влияние на миграцию. Регион, в настоящее время непроходимый для известных организмов вследствие особенностей его климата, мог служить большим миграционным путем при другом климате. На этой стороне вопроса я, однако, остановлюсь здесь несколько подробнее. Колебания уровня суши также должны были оказывать большое влияние: узкий перешеек разделяет в настоящее время две морские фауны; но если он погрузится или если он был погружен прежде, то и две фауны смешаются или раньше смешались друг с другом. Там, где в настоящее время простирается море,

в прежнее время суша могла соединять острова и даже материки, что могло вызвать передвижение наземных форм с одних на другие. Никто из геологов не оспаривает того, что крупные перемены в уровне суши происходили в период существования современных организмов. Эдвард Форбз настаивал, что все атлантические острова недавно были соединены с Европой или Африкой, а Европа в свою очередь с Америкой. Другие авторы перенесли эту гипотезу почти на все океаны и соединили почти каждый остров с тем или другим из материков. И действительно, если приведенные Форбзом доказательства справедливы, то мы должны допустить, что едва ли существует хоть один остров, который не был бы в недавнее время соединен с каким-либо материком. Это воззрение разрубает гордиев узел расселения одного и того же вида в крайне отдаленные друг от друга области и устраняет многие трудности; но, насколько я могу судить, мы не имеем права допускать такие огромные географические перемены в течение времени существования современных видов. Мне кажется, что мы имеем многочисленные доказательства больших колебаний уровня суши или моря, но у нас нет указаний на такие значительные перемены в положении и размерах материков, чтобы соединять их в пределах новейшего периода как друг с другом, так и с различными межлежащими океаническими островами. Я охотно допускаю прежнее существование многих, теперь опустившихся в море островов, которые могли служить остановками для растений и многих животных в процессе их миграции. В океанах, где образуются коралловые рифы, такие опустившиеся острова в настоящее время отмечены видимыми на поверхности моря кольцами коралловых построек, или атоллами. Когда будет полностью принято, как это и будет когда-нибудь, что каждый вид произошел из одной коренной области, и когда с течением времени мы будем знать нечто определенное о способах распространения организмов, мы будем в состоянии с уверенностью рассуждать о прежнем протяжении суши. Но я не думаю, что когда-либо будет доказано, что в пределах современного периода бо́льшая часть наших материков, ныне совершенно разделенных, была непрерывно или почти непрерывно соединена друг с другом и со многими современными океаническими островами. Некоторые факты из распространения организмов, как-то: большая разница в составе морских фаун на противолежащих сторонах почти каждого материка, тесная связь третичных обитателей разных стран и даже морей с их современными обитателями, степень родства млекопитающих, населяющих острова, с млекопитающими ближайшего материка, определяемая отчасти (как это мы увидим дальше) глубиной лежащего между ними океана, — эти и другие подобные факты говорят против допущения таких огромных географических переворотов в течение новейшего периода, какие необходимы с точки зрения Форбза и допускаются его последователями. Своеобразие и относительная численность обитателей океанических островов также свидетельствуют против допущения непрерывного соединения последних с материками в прежнее время. Почти исключительно вулканическое строение этих островов также не говорит в пользу предположения, что они представляют собой остатки погрузившихся материков: если бы они были первоначально материковыми горными кряжами, то

по крайней мере некоторые из них состояли бы, подобно другим горным вершинам, из гранита, метаморфических пород, древних, содержащих ископаемые пластов и других горных пород, а не представляли бы собою массы исключительно вулканического происхождения.

Я должен сказать теперь несколько слов о том, что называют случайными способами распространения, но что более точно надо бы называть распространением, происходящим время от времени. При этом я ограничусь растениями. В ботанических трудах часто указывается относительно того или другого растения, что оно плохо адаптировано к широкой диссеминации своих семян на большие расстояния, но бо́льшая или меньшая способность растений переноситься через море, можно сказать, почти совершенно неизвестна. Пока я не произвел при помощи м-ра Баркли (Berkeley) некоторых опытов, оставалось неизвестным даже то, как долго могут семена противостоять вредному действию морской воды. К моему удивлению, я нашел, что из 87 видов семян 64 проросли после погружения их в морскую воду на 28 дней, а некоторые выдержали даже вымачивание в продолжение 137 дней. Следует отметить, что одни семейства страдали более чем, другие: взятые для опыта девять бобовых растений, за исключением одного, плохо перенесли действие соленой воды; семь видов близких семейств Hydrophyllaceae и Polemoniaceae погибли после месячного вымачивания. Ради удобства я брал для опыта преимущественно мелкие семена без коробочек или плодов; все они затонули спустя несколько дней и, следовательно, не могли бы переплыть через большое пространство моря, независимо от вредного воздействия на них соленой воды. После этого я взял несколько крупных плодов, коробочек и пр., и некоторые из них оставались на поверхности долгое время. Хорошо известно, как велика разница в плавучести свежего и сухого дерева, и мне пришла мысль, что волны могут часто уносить в море сухие растения или их ветви с оставшимися на них семенными коробочками и плодами. Поэтому я решил высушить стебли и ветви со спелыми плодами от 94 растений и положить их в морскую воду. Большинство из них скоро затонуло, но некоторые, в свежем состоянии плававшие недолго, будучи высушенными, плавали гораздо дольше; так, например, зрелый лесной орех тонул немедленно, высушенный же плавал в продолжение 90 дней и, посаженный после этого в землю, пророс; спаржевое растение со зрелыми ягодами плавало 23 дня, высушенное — 85 дней, после чего его семена прорастали; зрелые семена Helosciadium потонули через два дня, высушенные же плавали свыше 90 дней и после этого прорастали. Всего из 94 сухих растений 18 плавали свыше 28 дней и некоторые из этих 18 даже гораздо долее. Так как 64/87 всех испытанных видов семян проросли после 28-дневного пребывания в соленой воде и 18/94 различных видов со зрелыми семенами (но не все тех же видов, как в предыдущем опыте) плавали, будучи предварительно высушены, свыше 28 дней, то мы можем заключить, насколько вообще можно делать заключения на основании столь скудных данных, что семена 14/100 видов растений какой-нибудь страны могут в продолжение 28 дней переноситься морскими течениями и сохранить свою способность к прорастанию. В физическом атласе Джонстона (Johnston) средняя

скорость различных течений Атлантического океана показана в 33 мили в день (некоторые течения достигают в среднем 60 миль в день); исходя из этого, мы заключаем, что семена 14/100 растений, принадлежащих одной стране, могут проплыть по морю 924 мили до другой страны и если, достигнув берега, будут перенесены ветром внутрь страны, в какое-нибудь благоприятное место, то прорастут.

После меня подобные же опыты были произведены г-м Мартензом (Martens), но гораздо лучше, так как он опускал семена в ящике в море, отчего они последовательно смачивались и подвергались действию воздуха, как действительно плавающие в море растения. Для опыта он взял 98 семян, по большей части отличных от моих, но при этом выбрал несколько крупных плодов, а также семена растений, живущих около моря, что в обоих случаях благоприятствовало как продолжительности их плавучести, так и противодействию вредному влиянию соленой воды. Но зато он предварительно не высушивал ни растений, ни веток с плодами, что, как мы видели, для некоторых из них могло значительно продлить плавучесть. В результате 18/98 из взятых для опыта семян разных видов держались на воде 42 дня и после этого были способны к прорастанию. Но я не сомневаюсь, что, будучи предоставлены действию волн, эти растения плавали бы гораздо меньше времени, чем будучи защищены от сильных движений, как в наших опытах. Поэтому, быть может, надежнее принять, что семена 10/100 растений какой-либо флоры после высушивания могли бы переплыть через море шириной в 900 миль и потом прорасти. Интересно, что крупные плоды часто плавают долее мелких; так как растения с большими плодами или семенами имеют обычно, как это было показано Альфонсом Декандолем, узкие области распространения, едва ли они могут переноситься каким-либо другим способом.

Семена могут переноситься иногда и другим способом. Плавучий лес заносится на большинство островов и даже на те из них, которые лежат среди открытого океана; жители коралловых островов Тихого океана добывают камни для своих орудий исключительно среди корней плавучих деревьев, и эти камни обложены даже значительным королевским налогом. Я нашел, что если камень неправильных очертаний застрял между древесными корнями, то мелкие частицы земли часто бывают так плотно внедрены в его трещинах и около него, что не вымываются оттуда даже в продолжение долгого пути; я совершенно убежден в точности одного наблюдения, согласно которому, из небольшого количества земли, *совершенно* скрытой в корнях дуба приблизительно пятидесятилетнего возраста, проросли три двудольных растения. Кроме того, я могу сообщить, что трупы птиц, попадая в море, иногда избегают немедленного уничтожения, а различные семена в зобах таких плавающих трупов долго сохраняют свою жизненность: горох и вика, например, погибают, пробыв в морской воде всего несколько дней; но, вынутые из зоба голубя, который в продолжение 30 дней был оставлен плавающим в искусственной морской воде, они, к моему удивлению, почти все проросли.

Живые птицы также должны считаться весьма деятельными агентами переноса семян. Я мог бы привести многочисленные примеры в доказа-

тельство того, как часто разные виды птиц переносятся ветрами через обширные пространства океана. При этом мы можем без колебания принять, что средняя быстрота их полета при таких условиях часто достигает 35 миль в час, а некоторые авторы дают и более высокие цифры. Я ни разу не видел, чтобы питательные семена проходили неповрежденными через кишечник птицы, но твердые семена плодов проходят неповрежденными даже через органы пищеварения индейки. В течение двух месяцев я добыл в моем саду из экскрементов мелких птичек 12 сортов семян, казавшихся неповрежденными, и некоторые из них, взятые для опыта, проросли. Но следующий факт имеет особое значение: зоб птиц не выделяет желудочного сока и, как я знаю из опытов, не оказывает никакого вредного влияния на способность семян к прорастанию; но если птица нашла и проглотила большое количество корма, то, как несомненно установлено, все зерна не могут попасть в желудок ранее как через 12 и даже 18 часов. В это время птица может быть легко унесена за 500 миль; хищники, как мы знаем, ловят утомленных птиц, и содержимое из разорванных зобов может при этом легко выпасть наружу.[1] Некоторые ястребы и совы съедают свою добычу целиком, а через промежуток времени от 12 до 20 часов извергают погадки, которые, как я знаю по опытам, проведенным в зоологических садах, содержат семена, способные к прорастанию. В некоторых случаях семена овса, пшеницы, проса, канареечного семени, конопли, клевера и свеклы прорастали, пробыв в желудке разных хищных птиц от 12 до 21 часа; два семечка свеклы дали ростки, пролежав в желудке птицы двое суток и 14 часов. Пресноводные рыбы, по моим наблюдениям, едят семена многих наземных и водных растений; рыбы в свою очередь делаются добычею птиц, и благодаря этому семена также могут переноситься с места на место. Я засовывал разные семена в желудки мертвых рыб и после того бросал последних рыбоядным хищникам, аистам и пеликанам; спустя несколько часов эти птицы выбрасывали семена или с погадками, или в экскрементах, причем некоторые из семян сохраняли способность к прорастанию, впрочем, другие семена приходили в полную негодность после этого процесса.

[2]Саранча уносится ветром иногда на большие расстояния от суши; я сам поймал одну в 370 милях от берега Африки и слышал о других, пойманных на еще больших расстояниях. Преподобный Р. Т. Лоу (R. T. Lowe) сообщил сэру Ч. Лайеллю, что в ноябре 1844 г. тучи саранчи посетили о-в Мадейру. Они летели бесчисленными массами, как хлопья снега в самую сильную метель, и кверху были видимы до такой высоты, на какую хватала зрительная труба. В продолжение двух или трех дней они медленно носились по огромному эллипсу, по крайней мере 5—6 миль в диаметре, а на ночь спускались на высокие деревья, которые совершенно покрывались ими. Саранча исчезла, улетев в море, так же неожиданно, как и появилась, и с тех пор не посещала этот остров. В некоторых частях Наталя фермеры думают, хотя без достаточного основания, что вредные семена заносятся на их луга в испражнениях, которые остаются после больших стай саранчи, часто посещающих эту страну. На основании этого предположения м-р Уил (Weale) прислал мне в письме небольшой пакет

таких сухих комочков, из которых я извлек под микроскопом несколько семян и вырастил из них семь травянистых растений, принадлежащих к двум видам двух родов. Следовательно, стаи саранчи, подобные тем, которые посетили Мадейру, могут действительно служить средством для занесения разных видов растений на остров, лежащий далеко от материка.[2]

Хотя клювы и ноги птиц обыкновенно бывают чисты, однако земля иногда пристает к ним: в одном случае я снял 61, а в другом — 22 грана сухой глинистой земли с ноги куропатки, и в этой земле были камешки величиной с семя вики. [3]Или еще более поучительный случай: к ноге вальдшнепа, присланной мне одним из моих друзей, к голени пристал комочек сухой земли весом всего в девять гран, но в нем было семечко ситника (Juncus bufonius), которое проросло и принесло цветки. М-р Суэйсленд (Swaysland) из Брайтона, внимательно изучавший в продолжение последних 40 лет наших перелётных птиц, сообщает мне, что ему часто приходилось убивать трясогузок (Motacillae), луговых чеканов и каменок (Saxicolae) сейчас же по их прибытии на наше побережье, прежде чем они успевали опуститься на землю, и при этом он несколько раз замечал небольшие комочки земли, приставшие к их ножкам.[3] В подтверждение же того, что земля обыкновенно содержит семена, можно привести много примеров. [4]Так, проф. Ньютон (Newton) прислал мне ногу красной куропатки (Caccabis.rufa), которая была ранена и не могла летать, с приставшим к ней комочком сухой земли весом в 6 1/2 унций. Эта земля сохранялась в продолжение трех лет, но когда затем была измельчена, размочена и помещена под стеклянный колокол, из нее проросло не менее 82 растений; это были 12 однодольных, в том числе обыкновенный овес и по крайней мере еще один вид злаков, и 70 двудольных, принадлежавших, насколько можно было судить по росткам, по меньшей мере к трем разным видам.[4] Располагая подобными фактами, можем ли мы сомневаться, что многие птицы, ежегодно переносимые ветром через большие пространства океана и совершающие ежегодно перелеты, как например миллионы перепелов, перелетающих через Средиземное море, могут иногда перенести с собой в приставшей к их ножкам или клювам сухой земле несколько семян. Но я еще вернусь к этому вопросу.

Нам известно также, что айсберги иногда несут на себе землю и камни, а в некоторых случаях даже хворост, кости и гнезда наземных птиц; едва ли может оставаться сомнение, что они могут иногда, как это было предположено Лайеллем, переносить семена из одной части арктической или антарктической области в другую, а во время ледникового периода — и в пределах нынешнего умеренного пояса. Так, на Азорских островах велико число растений, общих с Европой, сравнительно с видами других островов Атлантического океана, лежащих ближе к материку; к тому же [как это было замечено м-ром Г. Ч. Уотсоном (H. C. Watson)] они отличаются более северным характером сравнительно с широтой; исходя из этого, я подозреваю, что Азорские острова были отчасти снабжены семенами, перенесенными айсбергами во время ледникового периода. По моей просьбе сэр Ч. Лайелль запросил г-на Хертунга, не находил ли

он на этих островах эрратических валунов, и г-н Хертунг ответил, что им были найдены большие куски гранита и других пород, не встречающихся на архипелаге. Поэтому мы можем с уверенностью заключить, что айсберги некогда отлагали свой груз из обломков скал на берегах этих океанических островов, и по крайней мере не исключена возможность, что они могли занести сюда небольшое число семян северных растений.

Принимая во внимание, что эти разные способы перенесения, а также и другие способы, которые остаются, без сомнения, неоткрытыми, действовали из года в год в течение десятков тысячелетий, я думаю, было бы странно, если бы таким путем не были широко разнесены многие растения. Эти способы переноса иногда называются случайными, но такое выражение не вполне правильно: морские течения не случайны, как не случайно и направление господствующих ветров. Можно бы прийти к заключению, что едва ли какие-либо способы могут перенести семена на очень далекие расстояния; с одной стороны, семена не сохраняют свою жизнеспособность при продолжительном воздействии на них морской воды, с другой — не могут сохраняться долго в зобах и кишечниках птиц. Однако этих способов было бы достаточно, для того чтобы перенести их иногда через море в несколько сотен миль шириной, с острова на остров или с материка на близлежащий остров, но не с одного материка на далеко лежащий другой. Флоры различных материков посредством этих способов не могут смешаться и остаются настолько различными, насколько мы это видим в настоящее время. Благодаря направлению морских течений последние никогда не заносят семян из Северной Америки на Британские острова, но они могут занести и действительно заносят семена из Вест-Индии на наше западное побережье, где они, если бы и не погибли от чрезвычайно продолжительного пребывания в морской воде, не могли бы вынести нашего климата. Почти каждый год одна или две наземные птицы переносятся через весь Атлантический океан, из Северной Америки на западные берега Ирландии или Англии; но семена могли бы быть перенесены этими редкими странниками только одним способом, именно сохранившись в земле, которая пристает к их ножкам и клювам, что само по себе является редкой случайностью. Однако даже и в таком случае очень мала вероятность того, что семя попадет на благоприятную почву и растение достигнет полного развития! Тем не менее было бы большой ошибкой думать, что раз такой хорошо заселенный остров, как Великобритания, не получал, сколько известно (но это было бы очень трудно доказать), в течение нескольких последних столетий путем происходившего иногда переноса мигрантов из Европы или с какого-нибудь другого материка, то и другой слабонаселенный остров, хотя и более удаленный от материка, не мог получить колонистов теми же способами. Из сотни видов семян или животных, занесенных на остров, даже гораздо менее населенный, чем Британия, быть может, оказалось бы не более одного, настолько хорошо приспособленного к его новому местожительству, чтобы натурализоваться. Но это совсем не может быть серьезным возражением против значения случайных способов переноса, действующих время от времени на протяжении огромной длительности геологического времени, пока остров поднимался и

прежде чем он вполне населился. На почти голой земле, населенной лишь немногими вредными насекомыми и птицами или даже совершенно лишенной их, почти каждое семя имело бы возможность прорасти и выжить, если только оно подходило к климату.

Расселение во время ледникового периода

Идентичность многих растений и животных, обитающих на горных вершинах, которые отделены друг от друга сотнями миль низменностей, где альпийские виды, вероятно, не могли бы существовать, представляет собою один из наиболее поразительных известных нам случаев, когда один и тот же вид встречается в обособленных пунктах, при кажущейся невозможности его миграции из одного пункта в другой. И в самом деле, замечательно, что все растения Белых гор в Соединенных Штатах Америки принадлежат к тем же видам, которые живут на Лабрадоре, и почти все к тем же видам, как мы это знаем от Эйса Грея, которые растут на высочайших горах Европы. Подобные факты еще в 1747 г. привели Гмелина (Gmelin) к заключению, что один и тот же вид должен был быть сотворен независимо в разных пунктах; и мы оставались бы при этом воззрении, если бы Агассиц и другие не обратили серьезного внимания на ледниковый период, который, как мы сейчас увидим, дает простое объяснение этим фактам. У нас есть всевозможные как органические, так и неорганические доказательства, что климат Центральной Европы и Северной Америки в течение новейшего геологического периода был полярным. Как развалины уничтоженного пожаром дома говорят нам о случившемся, так, еще более очевидно, горы Шотландии и Уэльса рассказывают нам своими исчерченными склонами, отшлифованными поверхностями и нагроможденными валунами о потоках льда, наполнявших недавно их горные долины. Перемены в климате Европы так велики, что в северной Италии оставленные прежними ледниками гигантские морены покрыты теперь виноградниками и маисовыми полями. Эрратические валуны и исчерченные скалы убедительно доказывают существование в прошлом холодного периода на протяжении значительной части Соединенных Штатов.

Былое воздействие ледникового климата на распространение обитателей Европы, по объяснению Эдварда Форбза, состояло в следующем. Но нам, пожалуй, легче будет проследить за проистекающими отсюда переменами, если мы предположим, что новый ледниковый период вновь медленно надвигается и затем проходит, как это бывало прежде. По мере того как холод надвигается и лежащие одна за другой все более южные зоны становятся пригодными для обитателей севера, последние занимают места прежних обитателей умеренных областей. В то же время эти формы отступают все далее и далее к югу, пока их не останавливают преграды, и в таком случае они должны погибнуть. Горы покрываются снегом и льдом, и их прежние альпийские обитатели должны спуститься в долины. В то время, когда холод достигнет своего максимума, арктическая фауна и флора займут центральные части Европы, к югу от Альп и Пиренеев,

и даже проникнут в Испанию. Нынешние умеренные области Соединенных Штатов должны были бы подобным же образом заселиться полярными животными и растениями, почти не отличающимися от европейских, так как современные циркумполярные формы, которые, как мы предполагаем, везде продвигаются к югу, замечательно однообразны во всем мире.[5]

Когда снова начнется потепление, арктические формы должны будут отступить к северу, так сказать, по пятам преследуемые во время своего отступления организмами более умеренных стран. Так как снег тает, начиная с подножия гор, то арктические формы должны удерживаться на обнажающихся и оттаивающих местах, постепенно поднимаясь все выше и выше, по мере того, как становится теплее и снег тает все больше, в то время как их собратья подвигаются к своему северному местопребыванию. Поэтому, когда станет совсем тепло, вид, населявший перед тем низменности Европы и Северной Америки, снова окажется в арктических областях Старого и Нового Света и на многих изолированных, далеко отстоящих друг от друга горных вершинах.

Отсюда мы можем понять идентичность многих растений, находящихся в столь далеко отстоящих друг от друга точках, как горы Соединенных Штатов и Европы. Мы можем таким образом понять, что альпийские растения каждой горной цепи особенно близки к арктическим формам, живущим прямо или почти прямо на север от нее, так как первые миграции при наступлении холода происходили с севера на юг, а возвращение с наступлением тепла — с юга на север. Например, альпийские растения Шотландии, по замечанию м-ра Г. Ч. Уотсона, и Пиренеев, по замечанию Рамонда (Ramond), особенно близки к растениям северной Скандинавии; растения Соединенных Штатов — к растениям Лабрадора; растения гор Сибири — к растениям арктической области этой страны. Такое воззрение, основанное на том вполне установленном факте, что ледниковый период действительно существовал, на мой взгляд, вполне удовлетворительно объясняет современное распространение альпийских и арктических форм Европы и Америки; таким образом, когда мы находим одни и те же виды на удаленных друг от друга горных вершинах, мы с бо́льшим или меньшим правом можем, без дальнейших доказательств, заключить, что более холодный климат обусловил некогда возможность миграции этих растений через межлежащие низменности, в настоящее время слишком теплые для их существования.[6]

Так как арктические формы двигались сначала к югу, а потом обратно к северу в соответствии с переменами в климате, то в течение своих продолжительных миграций они не испытывали бо́льших различий в температуре; а так как они мигрировали массою, то и взаимные отношения их особенно не нарушались. На этом основании, согласно с проводимыми в настоящей книге принципами, эти формы не подвергались большой модификации. Что же касается альпийских форм, оставшихся изолированными со времени возвращения тепла сначала у подножия, а позднее и на вершинах гор, то их положение было несколько иным; маловероятно, чтобы все арктические виды, оставшиеся на далеко отстоящих друг от

друга горных вершинах, с тех пор сохранились здесь; по всей вероятности, они смешались с древними альпийскими видами, которые должны были существовать на горах до начала ледниковой эпохи, но в течение самого холодного периода временно были вытеснены на равнины; кроме того, они подвергались также до некоторой степени климатическим влияниям. Их взаимные отношения были поэтому частично нарушены, вследствие этого они были подвержены модификации и действительно изменились: таким образом, если мы сравним между собой теперешние альпийские животные и растения с разных больших горных кряжей Европы, то найдем, что многие виды сохранились вполне идентичными, однако некоторые существуют в качестве разновидностей, другие — в качестве сомнительных форм, или подвидов, и, наконец, некоторые стали различающимися, хотя и близкородственными видами, заменяющими друг друга в разных областях горных цепей.

В предыдущем примере я допустил, что в начале нашего воображаемого ледникового периода арктические формы были во всей области вокруг полюса столь же однообразны, как и в настоящее время. Но необходимо также допустить, что многие субарктические и немногие формы умеренного климата также были во всем мире одни и те же, так как некоторые из видов, ныне живущих на низких склонах гор и равнинах Северной Америки и Европы, одни и те же; можно спросить, как я объясню эту степень однообразия субарктических и умеренных форм во всем мире в начале действительного ледникового периода. В настоящее время формы субарктической и северной умеренной полосы Старого и Нового Света отделены друг от друга всем Атлантическим и северною частью Тихого океана. В течение ледникового периода, когда обитатели Старого и Нового Света жили еще дальше к югу, чем теперь, они должны были быть еще более отделены друг от друга обширными пространствами океана; поэтому можно спросить, каким же образом один и тот же вид мог в это время или ранее занять оба материка? Я думаю, что объяснение этого лежит в своеобразии климата предледникового периода. В этот более новый плиоценовый период большинство обитателей земного шара в видовом отношении было то же, что и теперь, и у нас есть все основания думать, что климат был теплее современного. Исходя из этого мы, можем предположить, что организмы, ныне живущие под 60° широты, в течение плиоценового периода жили севернее, под Полярным кругом, т. е. под широтой 66—67°, а нынешние арктические формы жили тогда на раздробленной суше еще ближе к полюсу. Но, рассматривая глобус, мы видим, что под Полярным кругом суша тянется почти непрерывной полосой от Западной Европы через Сибирь до Восточной Америки. А эта непрерывность циркумполярной суши с вытекающей отсюда возможностью свободного во всех направлениях передвижения при более благоприятных климатических условиях достаточна, чтобы объяснить предполагаемое однообразие субарктических и умеренных форм Старого и Нового Света в период, предшествовавший ледниковой эпохе.

Принимая на основании вышесказанного, что наши материки долгое время сохраняли приблизительно одно и то же относительное положение

хотя их уровень подвергался большим колебаниям, я решительно склоняюсь к тому, чтобы расширить высказанный ранее взгляд и допустить, что в продолжение еще более раннего и еще более теплого периода, каков был ранний плиоценовый период, большое количество одних и тех же растений и животных населяло почти непрерывную циркумполярную сушу; эти растения и животные как в Старом, так и в Новом Свете начали постепенно мигрировать к югу по мере того, как климат становился менее теплым, задолго до начала ледникового периода. Я думаю, что в настоящее время мы наблюдаем их потомков по большей части в модифицированном состоянии в центральных частях Европы и Соединенных Штатов. С этой точки зрения мы можем понять родственные отношения между очень малоидентичными формами Северной Америки и Европы — родство в высшей степени замечательное, принимая во внимание расстояние между этими двумя областями и их отделение друг от друга всем Атлантическим океаном. Мы можем далее понять и тот замечательный факт, подмеченный разными наблюдателями, что формы Европы и Америки в течение более поздних эпох третичного периода были гораздо ближе между собой, чем в настоящее время, ибо в продолжение более теплых периодов северные части Старого и Нового Света были соединены почти непрерывно сушей, служившей мостом, который с тех пор вследствие холода сделался непроходимым для продвижения их обитателей в разных направлениях.

Во время слабого понижения температуры в плиоценовый период виды Нового и Старого Света, переселяясь к югу от Полярного круга, тем самым оказывались вполне отрезанными друг от друга. Это разделение, насколько оно касается организмов более умеренного климата, должно было иметь место в очень отдаленные времена. Так как растения и животные мигрировали к югу, то в одной обширной области они смешались с туземными американскими формами и вступили с ними в конкуренцию, а в другой — с формами Старого Света. Следовательно, мы имеем здесь нечто благоприятное для большей модификации, гораздо большей, чем в случае с альпийскими формами, изолированными в гораздо более новый период на различных горных кряжах и в арктических странах Европы и Северной Америки. Поэтому при сравнении ныне живущих форм умеренных областей Нового и Старого Света мы находим очень мало идентичных видов (хотя Эйса Грей показал недавно, что идентичных растений гораздо больше, чем прежде предполагали), но в каждом большем классе обнаруживаем много форм, признаваемых одними натуралистами за географические расы, другими — за различные виды, и огромное число близких или замещающих друг друга форм, которые всеми натуралистами признаются особыми видами.

Подобно тому как на суше, и в водах моря медленное расселение к югу морской фауны, которая в течение плиоценового или даже несколько более раннего периода была почти однообразной вдоль непрерывной береговой линии у Полярного круга, могло произвести, по теории модификации, много родственных форм, ныне живущих в совершенно разъединенных морских областях. Таким образом, как я думаю, можно объяснить и суще-

ствование нескольких родственных живущих и вымерших третичных форм на восточном и западном побережьях умеренной области Северной Америки, а также еще более поразительный факт существования многих родственных ракообразных [как это описано в прекрасной работе Дана (Dana)], некоторых рыб и других морских животных, с одной стороны, в Средиземном море, с другой — в морях Японии, хотя эти области теперь совершенно разделены преградами, которые представлены целым материком и обширными пространствами океана.

Эти случаи тесной связи между видами, обитающими в настоящее время или прежде обитавшими в морях восточного и западного побережий Северной Америки, в Средиземном море и в морях Японии, в умеренных странах Северной Америки и Европы, необъяснимы по теории сотворения. Мы не можем утверждать, что эти виды были созданы сходными в соответствии с приблизительно сходными физическими условиями этих областей; в самом деле, сравнивая, например, некоторые части Южной Америки с частями Южной Африки или Австралии, мы находим страны, очень близкие по их физическим условиям, но с совершенно различными обитателями.

Чередование ледниковых периодов на севере и юге

Мы должны, однако, вернуться к вопросу, касающемуся нас более непосредственно. Я убежден, что взгляды Форбза могут быть применены в более широких размерах. В Европе мы встречаемся с чрезвычайно полными доказательствами существования ледникового периода, начиная от западных берегов Британии до Уральского хребта и к югу до Пиренеев. Изучение вымерших млекопитающих и характера горной растительности Сибири приводит нас к заключению, что эта страна также подвергалась оледенению. В Ливане вечные снега покрывали прежде, по данным д-ра Хукера, центральный хребет и давали начало ледникам, которые спускались на 4000 футов вниз в долины. Тот же наблюдатель открыл недавно большие морены на невысоком уровне Атласского хребта в Северной Африке. Вдоль Гималаев ледники оставили следы своего прежнего пребывания на низком уровне, в местах, лежащих на 900 миль в сторону; в Сиккиме д-р Хукер видел, что маис растет на древних гигантских моренах. На юг от Азиатского материка, по другую сторону экватора, огромные ледники, как мы это знаем из превосходных исследований Ю. Хааста (J. Haast) и д-ра Хектора (Hector), спускались прежде до низкого уровня в Новой Зеландии, а одни и те же растения, найденные д-ром Хукером на далеко отстоящих друг от друга горах этого острова, рассказывают нам знакомую историю о прежнем холодном периоде. Из фактов, сообщенных мне преподобным В. Б. Кларком (W. B. Clarke), следы прежнего действия ледников, как кажется, существуют и на горах юго-восточного угла Австралии.

Обратимся к Америке: в ее северной половине находили занесенные льдом обломки камня в восточной части материка вплоть до 36—37°

южной широты, а на побережье Тихого океана, где в настоящее время климат столь отличен,— до 46° южной широты. Эрратические валуны отмечены также на Скалистых горах. На Кордильерах Южной Америки, почти под самым экватором, ледники спускались некогда гораздо ниже их современного уровня. В центральном Чили я изучил обширную насыпь из остатков больших валунов, пересекающую долину Портильо, относительно которой едва ли может быть сомнение, что здесь была некогда огромная морена; а м-р Д. Форбз сообщает мне, что он нашел в разных частях Кордильер, между 13 и 30° южной широты, на высоте приблизительно в 12 000 футов, глубоко изборожденные скалы, похожие на хорошо известные ему скалы Норвегии, равно как и массы обломков с исчерченными голышами. На всем указанном протяжении Кордильер теперь нет настоящих ледников даже на гораздо больших высотах. Далее к югу на обеих сторонах материка, начиная с 41° широты до его южной оконечности, мы находим самые очевидные доказательства прежнего действия ледников в виде многочисленных огромных валунов, унесенных далеко от места их образования.

[7] Такова одна группа фактов, а именно: широкое распространение ледниковой деятельности в северном и южном полушариях; этот период является в геологическом смысле недавним в обоих полушариях; он длился в обоих очень долгое время, как об этом можно судить по размерам произведенной им работы; и наконец, ледники недавно спускались очень низко вдоль всей линии Кордильер; исходя из этих разнообразных фактов, одно время мне казалось невозможным отказаться от заключения, что в течение ледникового периода температура понизилась одновременно на всем земном шаре. Но в настоящее время м-р Кроулл (Croll) в ряде замечательных мемуаров сделал попытку доказать, что ледниковые условия климата представляют собой результат различных физических причин, обусловливаемых увеличением эксцентриситета земной орбиты. Все эти причины ведут к одному следствию; но из них самой важной является, по-видимому, косвенное влияние эксцентриситета орбиты на океанические течения. Согласно м-ру Кроуллу, холодные периоды повторяются каждые 10 или 15 тысяч лет; эти холодные периоды бывают чрезвычайно суровы через большие промежутки, в зависимости от разных обстоятельств, из которых, как показал сэр Ч. Лайелль, самым важным является относительное положение суши и воды. М-р Кроулл думает, что последний великий ледниковый период был около 240 000 лет назад и длился с небольшими колебаниями климата около 160 000 лет. Что касается более древних ледниковых периодов, то некоторые геологи убеждены на основании прямых доказательств, что таковые имели место в миоценовом и эоценовом периодах, не говоря о еще более древних формациях. Но наиболее важным из полученных м-ром Кроуллом выводов является для нас тот, что когда северное полушарие переживает холодный период, температура южного полушария фактически поднимается, и его зимы становятся гораздо мягче, главным образом благодаря переменам в направлении океанических течений. И обратно, то же самое будет с северным полушарием, когда южное проходит черед ледниковый период. Эти заключения проли-

вают так много света на географическое распространение организмов, что я решительно склонен считать их истинными; но сначала я изложу факты. требующие объяснения.

Для Южной Америки д-р Хукер показал, что, кроме многих крайне близких видов, от 40 до 50 цветковых растений Огненной Земли, составляющих довольно значительную часть ее бедной флоры, общие у нее с Северной Америкой и Европой, несмотря на громадное расстояние, разделяющее эти области, расположенные в разных полушариях. На высоких горах экваториальной Америки встречается множество своеобразных видов, принадлежащих к европейским родам. На Органных горах Бразилии Гарднером (Gardner) были найдены представители нескольких родов умеренной зоны Европы, нескольких антарктических и несколько андских, которые не встречаются в прилежащих жарких низменностях. На Силле Каракаса знаменитый Гумбольдт много лет назад нашел виды, принадлежащие к характерным родам Кордильер.

В Африке разные характерные для Европы формы и немногие представители флоры мыса Доброй Надежды встречаются на горах Абиссинии. На мысе Доброй Надежды найдены весьма немногие европейские виды, которые, как думают, не были завезены туда человеком, а на горах — несколько представителей европейских форм, не открытых в тропических частях Африки.[8] Д-р Хукер недавно показал также, что некоторые растения, живущие в высоких частях возвышенного острова Фернандо-По и на соседних горах Камеруна, в Гвинейском заливе, очень тесно связаны с формами, живущими на горах Абиссинии, и равным образом с теми, которые принадлежат умеренной зоне Европы. В настоящее время, как я слышал от д-ра Хукера, некоторые из тех же самых растений умеренного пояса открыты преподобным Р. Т. Лоу (R. T. Low) на горах островов Зеленого Мыса. Такое распространение одних и тех же форм умеренного климата почти под экватором поперек всего материка Африки и до гор архипелага Зеленого Мыса является одним из самых поразительных фактов в распространении растений.[8]

На Гималаях и на изолированных горных хребтах Индостана, на высотах Цейлона и на вулканических пиках Явы встречаются многие растения, либо идентичные, либо замещающие друг друга и вместе с тем замещающие растения Европы и не найденные в межлежащих жарких низменностях. Список родов растений, собранных на более высоких пиках Явы, напоминает опись коллекции, собранной на холмах Европы! Еще поразительнее тот факт, что своеобразные австралийские формы представлены некоторыми растениями, растущими на вершинах гор Борнео. Некоторые из этих австралийских форм, как я знаю от д-ра Хукера, распространены по горам полуострова Малакки и изредка встречаются, с одной стороны, в Индии, с другой — к северу до Японии.

На южных горах Австралии д-р Мюллер открыл несколько европейских видов; другие виды, из незавезенных человеком, встречаются в низменностях, и, как мне сообщает д-р Хукер, можно дать длинный список европейских родов, найденных в Австралии, но не найденных в промежуточных жарких областях. В превосходном «Introduction to the Flora

of New Zealand» д-ра Хукера приведены аналогичные поразительные факты относительно растений этого большого острова. Таким образом, мы видим, что некоторые растения, произрастающие на более высоких горах тропической зоны во всех частях света и на равнинах умеренных зон северного и южного полушарий, являются либо теми же самыми видами, либо разновидностями одних и тех же видов. [9]Однако следует заметить, что эти растения не строго арктические, потому что, по замечанию м-ра Г. Ч. Уотсона, «отступая от полярных к экваториальным широтам, альпийские, или горные, флоры фактически становятся все менее и менее арктическими». Кроме этих идентичных и очень близких форм многие виды, населяющие те же далеко друг от друга лежащие области, принадлежат к родам, которые теперь не встречаются в промежуточных тропических низменностях.[9]

Эти краткие замечания относятся только к растениям, но некоторые аналогичные факты можно привести и по отношению к наземным животным. Среди морских форм встречаются подобные же примеры; так, например, я могу сослаться на свидетельство столь высокого авторитета, как проф. Дан: «Конечно, удивительно, что ракообразные Новой Зеландии стоят ближе к ракообразным Великобритании, своему антиподу, чем к ракообразным какой-либо другой части света». Сэр Дж. Ричардсон (Richardson) также говорит о появлении снова у берегов Новой Зеландии, Тасмании и пр. северных форм рыб. Д-р Хукер сообщает мне, что 25 видов водорослей общи Новой Зеландии и Европе, но не были найдены в промежуточных тропических морях.

[10]На основании приведенных фактов, а именно присутствия форм умеренных зон на горах всей экваториальной Африки и Индостана до Цейлона и Малайского архипелага и в менее заметном виде на обширных площадях тропической Южной Америки, можно почти наверное допустить, что в один из более ранних периодов, вне всякого сомнения — в самое суровое время ледникового периода — низменности этих обширных материков были населены повсюду под экватором значительным числом форм умеренного пояса. В этот период экваториальный климат на уровне моря, вероятно, был приблизительно такой, какой наблюдается теперь под этой широтой на высоте от пяти до шести тысяч футов, а может быть, даже несколько холоднее. В течение этого наиболее холодного периода низменности под экватором должны были одеться смешанной растительностью тропических и умеренных стран, похожей на описанную Хукером роскошную растительность, покрывающую нижние склоны Гималаев на высоте от четырех до пяти тысяч футов, но, быть может, с еще большим преобладанием умеренных форм. Точно так же на гористом острове Фернандо-По в Гвинейском заливе, как установил м-р Манн (Mann), умеренные европейские формы начинают появляться на высоте около пяти тысяч футов. На горах Панамы, всего на высоте двух тысяч футов, д-р Симанн (Seemann) нашел растительность, похожую на мексиканскую, «с формами жаркой зоны, равномерно перемешанными с формами умеренной».[10]

Теперь вернемся к заключению м-ра Кроулла, а именно: в то время, когда северное полушарие страдало от крайнего холода великого ледни-

кового периода, в южном полушарии было теплее; посмотрим, насколько это заключение проливает свет на кажущееся необъяснимым современное распространение различных организмов в умеренных частях обоих полушарий и на горах тропической зоны. Ледниковый период, измеряемый годами, должен был продолжаться очень долгое время, и если мы вспомним, на какие огромные пространства успевают расселиться некоторые из натурализованных растений и животных в продолжение немногих столетий, то этот период окажется достаточным для миграции в каком угодно размере. [11]Мы знаем, что, по мере того как холод становился все более интенсивным, арктические формы заселяли умеренные области, а на основании только что приведенных фактов едва ли у нас может оставаться какое-нибудь сомнение в том, что некоторые из наиболее сильных, доминирующих и широко распространенных умеренных форм в свою очередь заняли экваториальные низменности. Обитатели этих жарких низменностей в то же самое время должны были мигрировать в тропические и субтропические южные области, так как южное полушарие в течение этого периода было теплее. В конце ледникового периода, когда оба полушария постепенно приобрели свою прежнюю температуру, северные умеренные формы, жившие в низменностях под экватором, были вытеснены в их прежние области или были уничтожены и замещены возвратившимися с юга экваториальными формами. Однако более или менее вероятно, что некоторые из северных умеренных форм поднялись на близлежащие возвышенности, где при достаточной высоте они могли переживать в течение долгого времени, подобно арктическим формам на горах Европы. Они могли переживать здесь, если даже климат был не вполне пригоден для них, потому что сдвиг температуры должен был происходить весьма медленно, а растения, без сомнения, обладают некоторой способностью акклиматизироваться; на это указывает передача ими своим потомкам различных конституциональных способностей противостоять жаре и холоду.

При правильном ходе явлений южное полушарие в свою очередь могло пережить суровый ледниковый период, в то время как в северном полушарии стало теплее, и вследствие этого южные умеренные формы могли занять экваториальные низменности. Северные формы, державшиеся прежде на горах, могли в это время спуститься в низменности и смешаться с южными формами. Последние вместе с возвращением тепла должны были вернуться в свои прежние области, оставив некоторые виды на горах и увлекая за собою к югу несколько северных умеренных форм, спустившихся со своих горных убежищ. Вследствие этого мы могли бы найти небольшое число одних и тех же видов как в северной и южной умеренных зонах, так и на горах в промежуточных тропических областях. Но виды, остававшиеся долгое время на этих горах или в разных полушариях, должны были бы конкурировать с немногими новыми формами и подвергаться воздействию несколько иных физических условий; поэтому они должны были бы подвергаться сильной модификации и вообще должны были бы в настоящее время существовать или как разновидности, или как замещающие виды — как это и есть на самом деле. Мы не должны также забы-

вать о том, что в обоих полушариях ледниковые периоды существовали и в более ранние эпохи, это объясняет нам, согласно с теми же самыми принципами, и почему многие совершенно различные виды населяют чрезвычайно далеко отстоящие друг от друга области и принадлежат к родам, теперь не встречающимся в промежуточных жарких зонах.[11]

В высшей степени замечательно, что многие идентичные или незначительно модифицированные виды мигрировали с севера на юг, а не в противоположном направлении; на это настоятельно указывали Хукер по отношению к Америке и Альфонс Декандоль по отношению к Австралии. Однако мы встречаем только немного южных форм на горах Борнео и Абиссинии. Я подозреваю, что эта преобладающая миграция с севера на юг объясняется большим протяжением суши на север и тем, что северные формы существовали в своей коренной области в большем количестве; вследствие этого естественный отбор и конкуренция довели их до более высокой степени совершенства или способности доминировать, чем южные формы. И, таким образом, когда две группы особей смешались в экваториальных областях во время чередования ледниковых периодов, северные формы оказались более сильными и были способны сначала удерживать занятые ими места на горах, а потом и мигрировать к югу вместе с южными формами; но не так было с последними по отношению к северным формам. Точно так же в настоящее время мы видим, как очень многие европейские формы покрывают почву Ла-Платы, Новой Зеландии и в меньшей степени Австралии, вытеснив туземных уроженцев, тогда как лишь очень немногие южные формы натурализовались кое-где в северном полушарии, хотя шкуры, шерсть и другие предметы, могущие легко захватить семена, в широких размерах ввозятся в Европу в продолжение двух или трех столетий из Ла-Платы и в продолжение последних 40 или 50 лет из Австралии.[12] Однако горы Нильгири в Индии представляют собой исключение, потому что здесь, как я это знаю от д-ра Хукера, австралийские формы быстро распространяются семенами и натурализуются.[12] Нет сомнения, что до последнего ледникового периода горы в тропических областях были заселены эндемичными альпийскими формами, но последние почти везде уступили доминирующим формам, развившимся в более обширных областях и в более деятельных мастерских севера. На многих островах количество туземных форм либо почти равно, либо даже меньше количества натурализованных, что представляет первый шаг к их вымиранию. Горы — это острова на суше, и их обитатели уступили свое место формам, развившимся в обширных областях севера, совершенно так, как обитатели настоящих островов уступали и уступают свои места континентальным формам, которые натурализуются здесь при помощи человека.

[13]Эти же самые принципы можно применить и к объяснению распространения наземных животных и морских форм как северной и южной умеренных зон, так и тропических гор. Когда в продолжение наибольшего развития ледникового периода океанические течения резко отличались от того, что они представляют собой теперь, некоторые из обитателей умеренных морей могли достигнуть экватора; некоторым из них, быть может, удалось даже мигрировать сразу на юг, пользуясь холодными те-

чениями, тогда как другие могли остаться и продолжать жить в более холодных глубинах, пока южное полушарие в свою очередь не приобрело ледникового климата, чем было обусловлено их дальнейшее продвижение; почти таким же образом, по мнению Форбза, изолированные пространства, населенные арктическими организмами, до сих пор существуют в более глубоких частях северных умеренных морей.[13]

Я далек от предложения, что все трудности, связанные с распространением и родством идентичных и близких видов, ныне живущих на огромном расстоянии друг от друга, на севере и юге, а иногда на промежуточных горных хребтах, устраняются вышеприведенными соображениями. [14]Точные направления миграции не могут быть определены. Мы не можем сказать, почему мигрировали одни виды, а не другие, почему одни виды модифицированы и дали начало новым формам, тогда как другие остались неизменными. Мы не можем надеяться найти объяснение этим фактам, пока не в состоянии будем сказать, почему один, а не другой вид натурализован при помощи человека в чужой стране, почему один вид распространяется вдвое и втрое далее и бывает вдвое и втрое обыкновеннее, чем другой в пределах их коренных местообитаний.

Кроме того, остается разрешить еще другие совершенно особые трудности, как например встречаемость одних и тех же растений, что было доказано Хукером, в столь далеко отстоящих друг от друга пунктах, как Земля Кергелен, Новая Зеландия и Огненная Земля; но, по предположению Лайелля, в этом случае расселение могло произойти при участии айсбергов. В высшей степени замечательно также существование как в названных, так и в других далеко разбросанных пунктах южного полушария видов, хотя и различных, но принадлежащих к родам, приуроченным исключительно к югу. Некоторые из этих видов настолько различны, что мы не можем предположить, чтобы они с начала последнего ледникового периода имели достаточно времени для миграции и последующей модификации в нужных размерах. Как кажется, факты свидетельствуют, что отдельные виды одного рода мигрировали из общего центра по радиусам, и я склонен принять, что в южном полушарии, как и в северном, до наступления последнего ледникового периода был более теплый период, когда антарктические страны, ныне покрытые льдом, имели в высшей степени своеобразную и обособленную флору. Можно думать, что прежде чем эта флора вымерла в течение последнего ледникового периода, немногие представители ее успели уже широко расселиться по разным частям южного полушария путем появляющихся время от времени способов расселения, останавливаясь при этом на погрузившихся в настоящее время островах. Поэтому южные побережья Америки, Австралии и Новой Зеландии могли приобрести в некоторой степени однородный оттенок в виде одних и тех же своеобразных форм жизни.

Сэр Ч. Лайелль в одном замечательном месте своей книги высказался почти в тех же выражениях, что и я, относительно воздействия больших перемен в климате на протяжении всего земного шара на географическое распространение организмов. И мы только что видели, что заключение м-ра Кроулла о совпадении последовательных ледниковых периодов

одного полушария с более теплыми периодами противоположного, при допущении медленного модифицирования видов, объясняют множество фактов в распространении одних и тех же и близких форм жизни во всех частях земного шара. Живой поток разливался в течение одного периода с севера и в течение другого с юга, причем и в том, и в другом случае достигал экватора; но этот поток жизни с большей силой шел с севера, чем в противоположном направлении, и потому полнее занял юг. Подобно тому как прилив оставляет свои отложения горизонтальными рядами, поднимая их более высоко в береговой полосе, где прилив выше, так и живой поток оставил свои живые отложения на наших горных вершинах, по линии, постепенно восходящей с арктических низменностей до наибольшей высоты под экватором. Различные существа, оставленные при этом выкинутыми на берег, можно сравнить с первобытными племенами человека, заброшенными в горные крепи почти каждой страны, где они сохранились, служа полным для нас интереса напоминанием о прежних обитателях окружающих низменностей.

Глава XIII

ГЕОГРАФИЧЕСКОЕ РАСПРОСТРАНЕНИЕ (продолжение)

Распространение пресноводных органических форм. — Обитатели океанических островов. — Отсутствие батрахий и наземных млекопитающих. — Связи между обитателями островов и обитателями ближайшего материка. — Колонизация из ближайшего источника и последующая модификация. — Краткий обзор предыдущей и настоящей главы.

Пресноводные формы

Так как озера и речные системы отделены друг от друга участками суши, то можно бы думать, что пресноводные формы не бывают широко распространены в пределах одной страны, а так как море представляет собою еще более крупную преграду, то они никогда не распространяются в отдаленные страны. Но в действительности наблюдается как раз обратное. Не только многие пресноводные виды разных классов имеют огромное распространение, но близкие виды замечательным образом преобладают на всем земном шаре. Я хорошо помню, что, коллектируя впервые в пресных водах Бразилии, я был в высшей степени удивлен сходством ее пресноводных насекомых, моллюсков и пр. и несходством рядом живущих наземных существ с соответствующими формами Британии.

Я думаю, что способность пресноводных форм к широкому распространению может быть в большинстве случаев объяснена тем, что они наиболее полезным для них образом приспособлены к частым миграциям на короткое расстояние, от водоема к водоему или от реки к реке в пределах своей родины; а склонность к широкому расселению должна вытекать из этой способности почти как необходимое следствие. Мы можем остановиться здесь только на некоторых случаях, и в числе их одни из наиболее трудных для объяснения относятся к рыбам. Прежде думали, что один и тот же пресноводный вид никогда не встречается на двух удаленных друг от друга материках.[1] Но д-р Гюнтер недавно показал, что Galaxias attenuatus населяет Тасманию, Новую Зеландию, Фолклендские острова и материк Южной Америки. Это — замечательный случай, который, вероятно, указывает на расселение из антарктического центра в какой-то прежний теплый период. Однако этот случай становится до некоторой степени ме-

нее удивительным вследствие того, что виды этого рода обладают способностью каким-то неизвестным образом пересекать значительные пространства открытого океана; так, один из этих видов является общим для Новой Зеландии и Фолклендских островов, хотя они разделены расстоянием приблизительно в 230 миль.[1] В пределах одного и того же материка пресноводные рыбы часто бывают распространены хотя и широко, но вместе с тем причудливо; так, в двух рядом лежащих речных системах одни виды могут быть те же, другие же совершенно различные. Вероятно, они иногда переносятся при помощи так называемых случайных способов. Так, рыбы еще в живом состоянии не очень редко переносятся в отдаленные пункты вихрями, и известно, что рыбья икра сохраняет свою жизнеспособность еще много времени спустя после того, как она вынута из воды. Однако расселение пресноводных рыб может быть приписано преимущественно колебаниям уровня суши в течение последнего геологического периода, что вызвало соединение одних рек с другими. Кроме того, такие случаи бывают во время наводнений и без всякого колебания уровня.[2] Большая разница между рыбами с противоположных сторон большей части непрерывных горных цепей, существование которых могло, следовательно, издавна предотвратить соединение речных систем той и другой стороны, приводит к тому же заключению. Некоторые пресноводные рыбы относятся к очень древним формам, и в таких случаях было достаточно времени для обширных географических перемен, а следовательно, и достаточно времени и средств для многочисленных миграций. [3]Кроме того, различные соображения привели недавно д-ра Гюнтера к заключению, что у рыб одни и те же формы сохраняются весьма долго.[3] Морская рыба при некотором старании может быть постепенно приучена к жизни в пресной воде; а, согласно Валансьену (Valenciennes), едва ли есть хоть одна группа рыб, все члены которой живут только в пресной воде, вследствие чего морской вид, принадлежащий к пресноводной группе, может странствовать на большое расстояние вдоль берега моря и, вероятно, может без большой трудности адаптироваться к пресным водам отдаленной страны.

Некоторые виды пресноводных моллюсков имеют очень обширное распространение, и преобладающими на земном шаре являются близкие виды, которые, по нашей теории, произошли от общего родителя и должны были расселиться из одной коренной области. Распространение этих моллюсков сначала весьма смущало меня, так как едва ли вероятно, чтобы их яйца могли быть переносимы птицами, и к тому же как яйца, так и зрелые особи немедленно погибают в морской воде. Я не мог даже понять, каким образом некоторые натурализованные виды успели быстро распространиться по стране. Но два наблюдения, сделанные мною, — а много других несомненно еще предстоит сделать, — проливают некоторый свет на этот вопрос. Когда утки внезапно подымаются из воды в пруду, покрытой ряской, эти маленькие растения, как я заметил два раза, пристают к их спинкам; и мне случилось, перенося ряску из одного аквариума в другой, без всякого намерения с моей стороны развести в одном аквариуме пресноводных моллюсков из другого. Но другой способ, быть может, является более действенным; я погрузил ноги утки в аквариум, где было очень много яиц

пресноводных моллюсков, и нашел, что некоторое количество крайне мелких и только что выведшихся моллюсков прилепилось к ногам и укрепилось на них так прочно, что после извлечения из воды их нельзя было стряхнуть, хотя по достижении несколько более старшего возраста они отпадали совершенно свободно. Такие только что выведшиеся моллюски, будучи по природе водными животными, жили на ногах утки во влажной атмосфере от 12 до 20 часов; в течение этого времени утка или цапля может пролететь по крайней мере 600 или 700 миль, и, перенесенная ветром через море на океанический остров или в какой-нибудь другой отдаленный пункт, она непременно опустится на какой-нибудь водоем или речку. Сэр Чарлз Лайелль сообщил мне, что Dytiscus был пойман с крепко приставшей к нему Ancylus (похожая на блюдечко пресноводная ракушка), а другой водяной жук из того же самого семейства, Colymbetes, однажды залетел на «Бигль», находившийся на расстоянии 45 миль от ближайшей суши, и никто не может сказать, как далеко он мог бы пронестись при благоприятном ветре.

Относительно растений уже давно известно, какие огромные области занимают многие пресноводные и даже болотные виды как на материках, так и на наиболее отдаленных океанических островах. По Альфонсу Декандолю, это особенно резко выражено в тех больших группах наземных растений, в которых имеется очень немного видов, обитающих в воде, потому что последние как будто именно по этой причине немедленно же занимают обширную область. Я думаю, что это объясняется благоприятными способами расселения. Ранее я уже упоминал, что небольшое количество земли иногда пристает к ногам и клювам птиц. Голенастые птицы, посещающие илистые окраины водоемов, если их неожиданно вспугнуть, по всей вероятности, вымажут ноги в иле. Птицы этого отряда странствуют более других и иногда встречаются на крайне отдаленных и бесплодных островах среди открытого океана; притом они едва ли опускаются на морскую поверхность и не могут поэтому смыть приставшую к их ногам грязь; достигнув же суши, они, наверное, отправляются в свои естественные пресноводные убежища. Я не думаю, чтобы ботаники имели ясное представление о том, насколько ил водоемов богат семенами; я произвел несколько небольших опытов, но здесь сообщу о наиболее поразительном случае: в феврале я взял три столовые ложки ила под водой с трех разных мест на берегу небольшого водоема; будучи высушен, этот ил весил $6^3/_4$ унций; в продолжение шести месяцев я сохранял его под колпаком в моем рабочем кабинете, срывая и отсчитывая каждое прорастающее растеньице; растения были разных видов, и в общем число их достигло 537; и это в липком иле, который весь уместился в чайной чашке! Принимая во внимание эти факты, я думаю, было бы совершенно необъяснимо, если бы водоплавающие птицы не разносили семена пресноводных растений по прудам и речкам, расположенным в очень отдаленных друг от друга пунктах. Те же самые факторы могут играть роль и в переносе яиц некоторых мелких пресноводных животных.

Принимали участие, вероятно, также и другие, еще неизвестные факторы. Я уже указывал, что пресноводные рыбы поедают семена некоторых

растений, но выбрасывают назад многие другие, после того как проглотили их; даже мелкие рыбы заглатывают семена среднего размера, как например желтой кувшинки и Potamogeton. Цапля и другие птицы столетие за столетием ежедневно едят рыб; затем они поднимаются и перелетают на другие воды или переносятся ветром через море; но мы видели, что семена сохраняют способность к прорастанию, будучи выброшены даже много часов спустя в погадках или экскрементах. Когда я увидел большой размер семян великолепной водяной лилии Nelumbium и вспомнил замечание Альфонса Декандоля о распространении этого растения, я подумал, что способы его расселения должны остаться необъяснимыми; но Одюбон (Audubon) утверждает, что находил семена большой южной водяной лилии (вероятно, по мнению д-ра Хукера, N. luteum) в желудке цапли. Так как эта птица должна часто перелетать с туго набитым желудком на отдаленные водоемы и потом приниматься за сытный рыбный стол, то по аналогии я думаю, что она может выбрасывать с погадкой и способные к прорастанию семена.

Рассматривая эти различные способы распространения, надо помнить, что когда пруд или речка только что образуются, например на поднимающемся островке, они еще никем не заняты, и успешное развитие даже единственного семени или яйца весьма вероятно. Хотя борьба за жизнь всегда происходит между обитателями одного и того же водоема, как бы мал он ни был, однако число видов даже хорошо населенного водоема невелико сравнительно с количеством видов, живущих на соответствующей площади суши, и потому конкуренция между ними, вероятно, менее упорна, чем между наземными видами; следовательно, для мигранта из вод чужой страны вероятность приобретения нового места больше, чем для наземных колонистов. Мы должны помнить, что многие пресноводные формы занимают низкое место в системе природы, и у нас есть основание думать, что такие существа модифицируются медленнее высших, что дает время для расселения водных видов. Кроме того, мы не должны забывать вероятность того, что многие пресноводные формы прежде были непрерывно распространены по огромным площадям, но потом вымерли в промежуточных пунктах. Однако широкое распространение пресноводных растений и низших животных, будут ли они представлены одной идентичной формой или несколькими слегка модифицированными формами, очевидно, зависит главным образом от широкого рассеивания их семян и яиц животными, по преимуществу пресноводными птицами, которые, обладая большими летательными способностями, естественно, странствуют от одного водоема к другому.[4]

Об обитателях океанических островов

Мы подходим теперь к последней из трех категорий фактов, которые я выбрал как представляющие наибольшие трудности в вопросе о распространении организмов, при допущении, что не только все особи одного вида мигрировали из одной области, но что близкие виды, хотя бы ныне живу-

щие в очень отдаленных друг от друга пунктах, произошли из одной области — родины их отдаленных предков. Я уже привел те основания, по которым я не верю, что в течение периода существования нынешних видов материки достигали таких огромных размеров, что все множество островов нескольких океанов могло быть заселено современными наземными обитателями. Это воззрение устраняет многие трудности, но не согласуется со всеми фактами, касающимися островных форм. В следующих замечаниях я не стану исключительно останавливаться на вопросе распространения, но разберу несколько других случаев, имеющих отношение к выяснению истинности двух теорий: независимого творения и общности происхождения, сопровождаемого модификацией.

Различные виды, населяющие океанические острова, немногочисленны по сравнению с видами, занимающими равную площадь на континенте; Альфонс Декандоль принимает это для растений, Вулластон — для насекомых. Новая Зеландия, например, с ее высокими горами и разнообразными местообитаниями, простирающаяся на расстояние свыше 780 миль по широте, включая сюда острова Фолклендские, Кемпбелл и Чатем, имеет вместе с этими островами всего 960 видов цветковых растений; если мы сравним это скромное число с огромным числом видов, произрастающих на такой же площади в юго-западной Австралии или на мысе Доброй Надежды, то мы должны допустить, что столь большая разница в числе объясняется какой-то причиной, не зависящей от разницы в физических условиях. Даже однообразное графство Кембриджское имеет 847 растений, а небольшой остров Энглези — 764; но в эти числа включено несколько папоротников и натурализованных растений, и сравнение не совсем правильно также и в некоторых других отношениях. У нас есть данные, что пустынный остров Вознесения первоначально имел менее полудюжины цветковых растений; в настоящее время многие виды натурализовались на нем, как и на Новой Зеландии и на всех остальных упомянутых выше океанических островах. Есть основание думать, что на острове Святой Елены натурализованные растения и животные почти или совершенно истребили многие местные формы. Тот, кто принимает учение о сотворении каждого отдельного вида, должен также принять, что для океанических островов не было сотворено достаточное число наилучшим образом адаптированных растений и животных, потому что человек непреднамеренно населял их гораздо полнее и лучше, чем это сделала природа.

Хотя общее число видов на океанических островах невелико, процент эндемичных форм (т. е. не встречающихся нигде более на земном шаре) часто бывает очень большим. В истинности этого мы убедимся, сравнив для примера количество эндемичных наземных моллюсков на Мадейре или эндемичных птиц на Галапагосском архипелаге с количеством их на любом материке, а затем сравним площадь острова с площадью материка. Этого можно было ожидать и на основании теоретических соображений, потому что, как уже было объяснено, виды, случайно попадающие через большие промежутки времени в новые изолированные области и вместе с тем вступающие в конкуренцию с новыми видами и их отношениями, будут особенно подвержены модификации и во многих случаях образуют группы

модифицированных потомков. Но из этого совсем не следует, что если на каком-либо острове почти все виды одного класса эндемичны, то и виды другого класса или другого подразделения того же класса также эндемичны; эта разница зависит отчасти от того, что виды не модифицируются, если попадают на остров в большом числе, так как при этом их взаимные отношения не нарушаются сколько-нибудь значительно; отчасти же от того, что из своей родной страны могут часто попадать модифицированные иммигранты, которые скрещиваются с островными формами. [5]Нужно помнить, что потомки, происходящие от таких скрещиваний, несомненно выигрывают в силе, и, таким образом, даже случайное скрещивание, происходящее время от времени, вызывает большее последствие, чем это можно было бы предполагать.[5] Я приведу несколько примеров для иллюстрации этих замечаний: на Галапагосских островах имеется 26 наземных птиц, из которых 21 (или, возможно, 23) эндемичны, тогда как из 11 морских птиц только 2 эндемичны; но, очевидно, что морские птицы могут попадать на эти острова легче и чаще, чем наземные. С другой стороны, Бермуды, лежащие почти на таком же расстоянии от Северной Америки, как Галапагосские острова от Южной, и обладающие весьма своеобразной почвой, не имеют ни одной эндемичной наземной птицы; но мы знаем из прекрасного описания Бермуд м-ра Дж. М. Джоунза (J. M. Jones), что очень многие североамериканские птицы время от времени и даже сравнительно часто посещают эти острова. Почти каждый год, как мне сообщает Э. В. Харкорт (E. V. Harcourt), многие европейские и африканские птицы заносятся ветром на Мадейру; этот остров населен 99 видами, из которых только один эндемичен, хотя очень близок к европейской форме, а три или четыре других вида принадлежат этому острову и Канарским. Так что острова Бермуды и Мадейра были заселены с соседних материков птицами, которые долгое время вместе боролись и стали взаимно адаптированными. Таким образом, попадая в новую область, каждая форма удерживается другими на своем месте и со своими привычками и оказывается поэтому мало подверженной модификации. [6]Кроме того, всякая наклонность к модификации подавляется скрещиванием с неизмененными иммигрантами, часто прибывающими из своей родной страны.[6] Мадейра, далее, населена поразительным числом эндемичных наземных моллюсков, тогда как на ее берегах нет ни одной эндемичной морской ракушки; но хотя мы не знаем, каким образом расселяются морские моллюски, однако можем понять, что их яйца или личинки, быть может, прикрепленные к водорослям или плавучему лесу или же к ногам голенастых птиц, могут быть легче перенесены через открытое море на протяжении 300 или 400 миль, нежели наземные моллюски. Различные отряды живущих на Мадейре насекомых представляют приблизительно параллельные случаи.

Океанические острова иногда бывают лишены животных известных классов, и в таком случае их место занимается представителями других классов; так, на Галапагосских островах рептилии, а на Новой Зеландии гигантские бескрылые птицы занимают или недавно занимали место млекопитающих. [7]Но хотя мы говорим здесь о Новой Зеландии как об океаническом острове, до известной степени сомнительно, можно ли считать его

таковым; с одной стороны, она слишком велика и не отделена от Австралии очень глубоким морем; с другой, на основании ее геологического строения и направления ее горных цепей преподобный У. Б. Кларк (W. B. Clarke) недавно высказал мнение, что этот остров, как и Новая Каледония, может считаться принадлежащим Австралии.[7] В отношении растений д-р Хукер показал, что на Галапагосских островах относительная численность разных отрядов совершенно отлична от того, что наблюдается где бы то ни было. Все подобные различия в количестве и полное отсутствие известных групп животных и растений обычно объясняются предполагаемой разницей в физических условиях островов; но такое объяснение весьма сомнительно. Легкость, с которой происходит их заселение, по-видимому, имеет настолько же большое значение, как и характер физических условий.

Относительно обитателей океанических островов можно сообщить множество замечательных мелких фактов. Например, на некоторых островах, где нет ни одного млекопитающего, некоторые из эндемичных растений имеют семена с превосходно развитыми прицепками; но едва ли какая-либо взаимная связь так очевидна, как то, что прицепки служат для переноса семян на шерсти млекопитающих. Однако такие семена с прицепками могли быть занесены на остров и другим способом, а растение, модифицировавшись и образовав эндемичный вид, все еще сохраняет прицепки, имеющие теперь характер бесполезных признаков, подобно сморщенным задним крыльям под сросшимися элитрами многих островных жуков. Затем на островах часто встречаются деревья и кустарники, принадлежащие к семействами, которые в других местах содержат только травянистые виды; но деревья, как это показано Альфонсом Декандолем, имеют вообще, какова бы ни была тому причина, ограниченные области распространения. Поэтому маловероятно, чтобы деревья могли достигнуть далеко отстоящих океанических островов; а травянистые растения, не имеющие шансов на успешную конкуренцию со многими хорошо развитыми деревьями на материке, могут, утвердившись на острове, приобрести преимущество над другими травянистыми растениями, вырастая все выше и выше и раскидывая свою вершину над ними. В этом случае естественный отбор склонен увеличить рост растения, к какому бы семейству оно ни принадлежало, и сначала обращает его в кустарник, а затем — в дерево.

Отсутствие на океанических островах Batrachians и наземных млекопитающих

Относительно отсутствия на океанических островах целых отрядов животных Бори Сент-Венсан (Bory St. Vincent) уже давно заметил, что Batrachians (лягушки, жабы, тритоны) никогда не были найдены ни на одном из многочисленных островов, рассеянных среди обширных пространств океанов. Я взял на себя труд проверить это утверждение и нашел, что оно вполне справедливо, за исключением Новой Зеландии, Новой Каледонии, Андаманских островов и, быть может, Соломоновых и Сейшельских островов. Но я уже заметил, что сомнительно, можно ли отнести Но-

вую Зеландию и Новую Каледонию к числу океанических островов, и еще сомнительнее то же самое относительно Андаманской и Соломоновой групп и Сейшельских островов.[8] Это общее отсутствие лягушек, жаб и тритонов на столь многих настоящих океанических островах не может быть объяснено их физическими условиями; напротив, кажется, что эти острова особенно пригодны для названных животных, так как лягушки были ввезены на Мадейру, Азорские острова и остров Маврикия и размножились там до того, что стали вредны. Но так как эти животные и их икра немедленно гибнут в морской воде (насколько мы знаем, за исключением одного индийского вида), то для них крайне трудно перенестись через море, и это объясняет нам, почему их нет на настоящих океанических островах. Но почему, следуя теории творения, они не были здесь сотворены, трудно было бы объяснить.

Млекопитающие представляют другой подобный же случай. Я внимательно прочел древние путешествия и не нашел ни одного несомненного указания, что наземное млекопитающее (за исключением одомашненных животных, разводимых туземцами) обитает на острове, удаленном более чем на 300 миль от материка или большого континентального острова; а многие острова, даже лежащие гораздо ближе, точно так же лишены млекопитающих. Фолклендские острова, на которых живет похожая на волка лисица, представляют почти единственное исключение; но эту группу нельзя рассматривать как океаническую, так как она лежит на подводной мели, соединяющей ее с материком на протяжении около 280 миль; к тому же на их западное побережье айсберги прежде заносили валуны и могли занести также лисицу, как это часто бывает теперь в арктических странах. К тому же нельзя сказать, что на небольшом острове не могут существовать по крайней мере маленькие млекопитающие, которые встречаются во многих странах света на очень маленьких островах, если они лежат недалеко от материка; и едва ли можно назвать такой остров, на котором наши мелкие четвероногие не натурализовались бы и не размножились чрезвычайно сильно. На основе обычного взгляда на сотворение нельзя сказать, что в этих случаях не было времени для сотворения млекопитающих: многие вулканические острова достаточно древни, как это можно видеть по той огромной денудации, которую они испытали, и по их третичным слоям; было здесь также и достаточно времени для образования эндемичных видов, принадлежащих к другим классам; а на континентах новые виды млекопитающих, как известно, появляются и исчезают быстрее, чем другие, низшие животные. Хотя наземные млекопитающие не встречаются на океанических островах, летающие встречаются почти на каждом острове. На Новой Зеландии обитает два вида летучих мышей, которых больше нет нигде на земном шаре; остров Норфолк, архипелаг Вити, острова Бонин, Каролинский и Марианский архипелаги и остров Маврикия — все имеют своих эндемичных летучих мышей. Почему же, можно спросить, предполагаемая творческая сила произвела на отдаленных островах летучих мышей, а не других млекопитающих? По моему мнению, на этот вопрос легко ответить: потому что никакое наземное млекопитающее не может быть перенесено через обширное пространство моря,

а летучие мыши могут его перелететь. Этих животных наблюдали летающими днем над Атлантическим океаном далеко от берега; два североамериканских вида систематически или время от времени посещают Бермуды, лежащие в 600 милях от материка. Я знаю от м-ра Томза (Tomes), который занимался специально этим семейством, что многие виды имеют огромную область распространения и найдены как на материках, так и на очень отдаленных островах. Таким образом, нам остается только предположить, что такие странствующие виды модифицировались в их новых местообитаниях применительно к их новому положению, и нам станет понятно присутствие эндемичных летучих мышей на океанических островах при отсутствии всех других наземных млекопитающих.

Существует еще другая интересная связь, именно между глубиной моря, отделяющего острова друг от друга или от ближайшего материка, и степенью родства между их млекопитающими. М-р Уинзор Эрл (Windsor Earl) сделал в этом отношении несколько важных наблюдений, с тех пор значительно расширенных превосходными исследованиями м-ра Уоллеса на Малайском архипелаге, который пересекается около Целебеса полосой глубокого океана, разделяющей, таким образом, две весьма различные фауны млекопитающих. Острова по каждую сторону пролива расположены на сравнительно неглубокой подводной банке, и эти острова населены одними и теми же или очень близкими млекопитающими. Я не имел еще времени проследить эту связь во всех странах света, но, насколько успел это сделать, она существует. Например, Британия отделена от Европы неглубоким проливом, по обеим сторонам которого живут одни и те же млекопитающие; точно то же верно и по отношению ко всем островам, лежащим около берегов Австралии. Вест-Индские острова, с другой стороны, расположены на глубокой подводной банке, около 1000 фатомов глубины, и здесь мы находим американские формы, но виды и даже роды совершенно иные. Степень модификаций, которым подвергаются различные животные, отчасти зависит от продолжительности времени, а острова, отделенные друг от друга или от материка неглубокими проливами, по всей вероятности, находились в соединении в более недавний период, чем острова, разделенные более глубокими проливами; отсюда мы можем понять, какого рода связь существует между глубиной моря, разделяющего две фауны млекопитающих, и степенью их родства — связь, совершенно необъяснимая с точки зрения теории независимых актов творения.

Об обитателях океанических островов сделаны выше некоторые замечания, а именно: численность видов невелика, но велико относительное число эндемичных форм; модифицированы члены одних, а не других групп того же самого класса; отсутствуют целые отряды, каковы батрахии и наземные млекопитающие, несмотря на наличие летучих мышей; соотношение некоторых семейств растений своеобразно; травянистые формы развились в древесные и т. д. — все это, как мне кажется, лучше согласуется с признанием действенности способов переноса, возникавших время от времени в течение долгого периода, чем с предположением о существовании в прежнее время связи всех океанических островов с ближайшим материком; действительно, с последней точки зрения вероятно, что предста-

вители различных классов мигрировали бы более равномерно и взаимные отношения видов совместно не подверглись бы модификации либо же все они были бы модифицированы более равномерно.

Я не отрицаю, что существует много серьезных трудностей для понимания того, каким образом многие из обитателей наиболее отдаленных островов, все еще сохраняющих прежнюю видовую форму или впоследствии модифицированных, достигли своих настоящих местообитаний. Но не следует забывать вероятности того, что другие острова некогда играли роль мест остановки и что в настоящее время они исчезли совершенно бесследно. Укажу на один трудный случай. Почти все океанические острова, даже наиболее изолированные и самые маленькие, населены наземными моллюсками, обыкновенно эндемичными видами, иногда же видами, распространенными повсеместно, поразительные примеры чего были даны д-ром А. А. Гулдом (А. А. Gould) для Тихого океана. Известно, что наземные моллюски легко гибнут от морской воды; их яйца, по крайней мере взятые мною для опыта, тонут в ней и погибают. Тем не менее должны существовать какие-то неизвестные, но действенные иногда способы переноса их. Не может ли иногда только что выведшаяся молодь прикрепляться к ногам ходящих по земле птиц и переноситься при их помощи? Мне казалось также, что перезимовывающие наземные моллюски с крышкой, закрывающей устье раковины, могут переноситься через не очень широкий морской пролив в трещинах гонимых по морю деревьев. Я нашел, что в этом состоянии разные виды выдерживают без вреда для себя погружение в морскую воду на семь дней; одна улитка Helix pomatia после подобного опыта все в том же состоянии зимнего покоя была опущена в морскую воду на 20 дней и превосходно перенесла это испытание. [9]А в течение столь продолжительного времени улитка может быть перенесена морским течением средней скорости на расстояние 660 географических миль.[9] Так как Helix имеет толстую известковую крышку, я удалил ее, а когда образовалась новая перепончатая, я снова погрузил ее на 14 дней в морскую воду, после чего она опять оправилась и уползла. [10]После меня подобные опыты были произведены бароном Окапитеном (Aucapitaine): 100 наземных улиток, принадлежащих к 10 видам, были помещены в ящике с продырявленными стенками и оставлены на две недели в море. Из 100 выжили 27. Присутствие крышки, кажется, имеет в этом случае значение, так как из 12 особей Cyclostoma elegans, снабженных ею, выжило 11. Имея в виду, как хорошо выдержала соленую воду взятая мною для опытов Helix pomatia, весьма замечательно, что ни одна из взятых Окапитеном 54 особей, принадлежащих к четырем другим видам Helix, не выдержала этого. Тем не менее нельзя считать вполне вероятным, что наземные улитки часто переносились таким образом; ноги птиц представляют более вероятный способ.[10]

О связи между обитателями островов и обитателями ближайшего материка

Наиболее поразительный и важный для нас факт представляет собой родство видов, населяющих острова, с видами ближайшего материка при отсутствии подлинной идентичности их. Это можно подтвердить многочисленными примерами. Галапагосский архипелаг, лежащий под экватором, находится на расстоянии 500—600 миль от берегов Южной Америки. Почти каждая форма суши и моря несет здесь на себе несомненный отпечаток Американского материка. На этом архипелаге водится 26 наземных птиц, из коих 21 или, быть может, 23 считаются хорошо обособленными видами и вообще могли бы быть рассматриваемы в качестве здесь созданных; однако близкое родство большинства этих птиц с американскими видами выражено в каждом признаке, в повадках, движениях и тонах голоса. Точно так же обстоит с другими животными и с большим количеством растений, как это показано д-ром Хукером в его превосходной «Флоре» этого архипелага. Натуралист, знакомящийся с обитателями этих вулканических островов Тихого океана, лежащих на расстоянии нескольких сотен миль от материка, чувствует, что он находится на американской почве. Почему это так? Почему виды, которые, как предполагают, были созданы на Галапагосском архипелаге и нигде более, несут такой несомненный отпечаток родства с видами, созданными в Америке? Ни в условиях жизни, ни в геологическом строении островов, ни в их высоте, ни в климате, ни в пропорциональных отношениях между различными совместно живущими классами нет ничего близко похожего на условия южноамериканского побережья; на самом деле есть даже большое различие во всех этих отношениях. С другой стороны, по вулканическому характеру почвы, по климату, высоте и размерам существует большое сходство между Галапагосским архипелагом и островами Зеленого Мыса; но какое полное и абсолютное различие между их обитателями! Обитатели островов Зеленого Мыса относятся к обитателям Африки, как обитатели Галапагосских островов — к обитателям Америки. Подобные факты не поддаются объяснению на основе обычного взгляда на независимое сотворение, тогда как, по принятому здесь воззрению, очевидно, что Галапагосские острова, по всей вероятности, получили своих колонистов из Америки, благодаря ли действующим иногда способам переноса или благодаря существовавшей некогда непрерывности суши (хотя я не верю в это учение), а острова Зеленого Мыса — из Африки; такие колонисты могли испытать модификацию, но принцип наследственности выдает место их первоначального возникновения.

Можно привести много аналогичных фактов; действительно, почти общим правилом является то, что эндемичные формы островов связаны с формами или ближайшего материка, или ближайшего большого острова. Исключений немного, и большинство их может быть объяснено. Так, хотя Земля Кергелен находится ближе к Африке, чем к Америке, ее растения связаны, и притом теснейшим образом, как это мы знаем из работы д-ра Хукера, с растениями Америки; однако при том взгляде, что этот ост-

ров был преимущественно заселен семенами, занесенными с землей и камнями на айсбергах, гонимых господствующими течениями. Эта аномалия исчезает на основе воззрения, согласно которому Новая Зеландия по ее эндемичным растениям теснее связана с Австралией — ближайшим материком, чем с какой-либо другой областью, и этого можно было ожидать; но она отчетливо связана также с Южной Америкой, которая, хотя и является ближайшим из остальных материков, однако лежит так далеко, что этот факт является аномальным. Но эта трудность отчасти исчезает при том взгляде, что Новая Зеландия, Южная Америка и другие южные страны были отчасти заселены с промежуточного, хотя и отдаленного пункта, именно с антарктических островов, когда они были одеты растительностью в продолжение более теплого третичного периода, перед началом последнего ледникового периода. Родство, хотя и слабое, но существующее, по свидетельству д-ра Хукера, между флорой юго-западного угла Австралии и Мыса Доброй Надежды, представляет еще более замечательный случай; но это родство, выраженное только у растений, без сомнения, когда-нибудь будет объяснено.

Тот же самый принцип, который определяет связь между обитателями островов и ближайшего материка, иногда проявляется в меньших размерах, но в высшей степени интересной форме, в пределах одного и того же архипелага. Так, каждый из островов Галапагосского архипелага занят многими хорошо различающимися видами, и это удивительный факт; но эти виды значительно теснее связаны друг с другом, чем с обитателями Американского материка или всякой другой части света. Этого и можно было ожидать, потому что острова, расположенные так близко друг к другу, почти обязательно должны были получать иммигрантов из одного первоначального источника и друг от друга. Но как могло случиться, что многие из иммигрантов были модифицированы различно, хотя лишь в слабой степени, на островах, лежащих в виду друг у друга, одного и того же геологического строения, той же самой высоты, с одним и тем же климатом и т. д.? Для меня это долго оставалось большой трудностью; но она продиктована главным образом прочно укоренившимся заблуждением считать физические условия за наиболее важные, тогда как неоспоримо, что свойства других видов, с которыми данный вид вынужден вступать в конкуренцию, по крайней мере столь же важны и обычно еще более важны для успеха. Теперь, если мы обратимся к видам, живущим на Галапагосском архипелаге и найденным также и в других частях света, мы увидим, что они разнятся очень сильно на разных островах. Однако эту разницу можно было бы ожидать, если острова были заселены при помощи действующих время от времени способов переноса, например, если семя одного растения попало на один остров, а семя другого — на другой, хотя все они происходят из одного и того же источника. Отсюда, когда в прежние времена иммигрант попадал сначала на один из островов либо впоследствии расселялся с одного на другой, он, конечно, попадал на разных островах в разные условия, так как должен был конкурировать с различными группами организмов; растение, например, могло найти наиболее пригодную для себя почву, занятую на разных островах несколько различаю-

щимися видами, и могло подвергнуться нападению различных до известной степени врагов. Если бы оно начало здесь варьировать, то естественный отбор, вероятно, начал бы благоприятствовать на разных островах разным разновидностям. Однако некоторые виды могли бы расселиться, сохраняя свои особенности на протяжении всего архипелага, подобно тому, как некоторые виды широко расселяются по материку и остаются теми же самыми.

Подлинно удивительным как по отношению к Галапагосскому архипелагу, так в меньшей степени в других аналогичных случаях представляется тот факт, что новые виды, образовавшись на одном острове, не расселяются быстро на других островах. Но ведь эти острова, хотя и лежащие в виду друг у друга, разделены глубокими морскими проливами, в большинстве случаев более широкими, чем Британский канал, и нет основания предполагать, чтобы они когда-либо были соединены. Морские течения, проходящие между островами, быстры, ветры здесь необычайно редки, так что эти острова действительно отделены друг от друга гораздо резче, чем это кажется на карте. Однако некоторые виды, как из найденных в других странах света, так и из принадлежащих только архипелагу, распространены на нескольких островах, и, основываясь на их теперешнем распространении, мы можем думать, что они расселились с одного острова на другие. Но я думаю, что мы нередко ошибаемся, считая возможным проникновение одного вида в область, занятую другим близким видом, когда эти области свободно сообщаются друг с другом. Нет сомнения, что один вид в короткое время совсем или отчасти вытеснит другой, если обладает каким-либо преимуществом перед ним; но если оба одинаково хорошо приспособлены к своим местам в природе, то, вероятно, оба будут сохранять их за собой в течение почти любого времени. Хорошо зная, что многие виды, натурализовавшиеся при помощи человека, расселились с поразительной быстротой по обширным пространствам, мы склонны думать, что на это способно большинство видов; но мы должны помнить, что виды, которые натурализуются в новых странах, обыкновенно не находятся в близком родстве с коренными обитателями, а очень отличны от них, принадлежа в большинстве случаев, как это показано Альфонсом Декандолем, к различным родам. На Галапагосских островах даже многие птицы, несмотря на то, что они хорошо адаптированы для перелёта с острова на остров, различны на разных островах; так, имеются три близкородственных вида пересмешников, из которых каждый приурочен к своему острову. Предположим теперь, что пересмешник с острова Чатэм перенесен ветром на остров Чарлз, который имеет своего пересмешника; каким образом он мог бы преуспеть здесь? Мы можем смело думать, что остров Чарлз хорошо заселен своим собственным видом, потому что ежегодно откладывается больше яиц и выводится больше птенцов, чем на самом деле может вырасти; и мы можем предположить, что пересмешник, принадлежащий острову Чарлз, по крайней мере настолько же хорошо приспособлен к своей области, как вид, принадлежащий острову Чатэм. Сэр Ч. Лайелль и м-р Вулластон сообщили мне следующий замечательный факт, относящийся к этому вопросу: остров Мадейра и прилежащий островок Порто-

Санто имеют много разных, но замещающих видов наземных улиток, из коих некоторые живут в трещинах камней; и хотя ежегодно из Порто-Санто на Мадейру перевозится большое количество камня, однако последний остров еще не колонизован видами из Порто-Санто; тем не менее оба острова заняты европейскими наземными улитками, которые, без сомнения, имеют некоторое преимущество над местными видами. После этих указаний, я думаю, мы не будем особенно удивляться тому, что эндемичные виды, населяющие разные острова Галапагосского архипелага, не все расселялись с острова на остров. На континенте более раннее занятие области также, вероятно, играет большую роль, препятствуя смешиванию видов, которые населяют различные области со сходными физическими условиями. Так, юго-восточный и юго-западный углы Австралии представляют почти одинаковые физические условия и соединены непрерывной сушей, но все-таки населены большим числом различающихся между собой млекопитающих, птиц и растений; то же можно сказать, согласно м-ру Бейтсу (Bates), и относительно бабочек и других животных, населяющих обширную, открытую и непрерывную долину Амазонки.

Принцип, определяющий общий характер обитателей океанических островов, именно его зависимость от источника, откуда колонисты могли расселиться с наибольшей легкостью, вместе с последующей затем их модификацией, находит очень широкое применение всюду в природе. Мы встречаемся с ним на каждой горной вершине, в каждом озере и болоте. Поэтому альпийские виды, за исключением того случая, когда вид широко расселился во время ледниковой эпохи, близки к видам окружающих низменностей; так, в Южной Америке альпийские колибри, альпийские грызуны, альпийские растения и т. д. несомненно принадлежат к строго американским формам; ясно, что гора по мере ее постепенного поднятия колонизовалась из окружающих низменностей. Точно так же обстоит дело с обитателями озер и болот, за теми исключениями, когда легкость переноса обусловила за известными формами господство на протяжении большей части земного шара. Мы видим тот же самый принцип на большинстве слепых животных, населяющих пещеры Америки и Европы. Можно привести и другие аналогичные случаи. Я думаю, что можно вообще принять следующее правило: там, где в двух даже очень отдаленных друг от друга областях встречаются многие близкородственные или замещающие виды, будет найдено и несколько идентичных видов, и где встречается много близкородственных видов, там же будут найдены формы, которые одними натуралистами считаются за хорошо различающиеся виды, другими — только за разновидности; эти сомнительные формы указывают на ступени в прогрессе модификации.

Существующая у некоторых видов связь между их способностью к миграции и размерами ее как в настоящем, так и в одном из наиболее ранних периодов и обитание на отдаленных пунктах земного шара очень близкородственных видов доказываются также другим, более общим способом. М-р Гулд уже давно указал мне, что в тех родах птиц, которые распространены по всему свету, многие виды имеют очень обширные области распространения. Я едва ли могу сомневаться, что это правило вообще верно,

хотя с трудом поддается доказательству. Мы видим, что среди млекопитающих это резко выражено у летучих мышей и в меньшей степени у Felidae и Canidae. То же самое правило обнаруживается в распространении бабочек и жуков. Так же обстоит дело у большинства пресноводных обитателей, так как многие роды наиболее различающихся классов распространены по всему земному шару и многие виды имеют огромные области распространения. Конечно, предполагается, что не все, но лишь некоторые виды обладают обширным ареалом в роде, распространенном очень широко. Не предполагается также, что виды таких родов имеют в среднем очень широкое распространение, потому что это в значительной степени зависит от того, как далеко зашел процесс модификации; например, две разновидности одного и того же вида населяют Америку и Европу, и, таким образом, вид имеет обширную область распространения; но если изменение пойдет несколько далее, то две разновидности сделаются хорошо различающимися видами и их области распространения значительно сократятся. Еще менее предполагается, что вид, способный преодолеть преграды и широко распространяться, как мы видим это у некоторых хорошо летающих птиц, обязательно будет широко распространен: мы никогда не должны забывать, что широкое распространение зависит не только от способности преодолевать преграды, но и от еще более важной способности оставаться победителем в далекой стране в борьбе за жизнь с чуждыми сожителями. Но, согласно взгляду, что все виды одного рода, хотя бы распространенные в самых отдаленных друг от друга пунктах земного шара, произошли от общего предка, мы должны найти, и я думаю, что, как общее правило, мы и находим в действительности, что по крайней мере некоторые из этих видов имеют очень широкое распространение.

Мы должны помнить, что многие роды всех классов очень древнего происхождения, а в таком случае имели достаточно времени для расселения и для последующих модификаций. Геологические данные в свою очередь позволяют предположить, что в пределах каждого большого класса у низших организмов изменение протекает медленнее, чем у высших; следовательно, они обладали большей возможностью широкого распространения при сохранении того же самого специфического характера. Этот факт вместе с тем обстоятельством, что семена и яйца наиболее низкоорганизованных форм очень малы и более пригодны для переноса на дальние расстояния, вероятно, объясняется уже давно известным законом, который недавно рассматривался Альфонсом Декандолем по отношению к растениям, а именно, что чем ниже стоит группа организмов, тем шире ее распространение.

Таковы рассмотренные только что отношения, а именно: низшие организмы распространены шире высших; некоторые виды широко распространенных родов в свою очередь имеют широкое распространение; такие факты, как тесная связь альпийских, озерных и болотных форм с живущими в прилежащих низких и сухих местностях; замечательное родство между обитателями островов и ближайшего материка; еще более тесное родство друг с другом обитателей островов одного и того же архипелага;

все это необъяснимо с обычной точки зрения, принимающей независимое сотворение каждого вида, но объяснимо, если мы допустим колонизацию из ближайшего и наиболее подходящего источника совместно со следующей затем адаптацией колонистов к их новым местообитаниям.

Краткий обзор предыдущей и настоящей главы

В этих главах я сделал попытку показать, что если мы примем во внимание наше незнание всех последствий перемен в климате и уровне суши, которые несомненно происходили в течение последнего геологического периода, и других перемен, вероятно, имевших место; если мы вспомним, как велико наше незнакомство со многими любопытными, возникающими время от времени способами переноса; если мы не будем упускать из виду (что в высшей степени важно), как часто виды могли быть распространены непрерывно на протяжении одной обширной области, а затем вымерли в промежуточных областях — то трудности, стоящие на пути к принятию положения, что все особи одного вида, где бы они ни были найдены, произошли от общих предков, не будут казаться нам непреодолимыми. К этому заключению, к которому пришли также многие натуралисты, защищавшие идею единства центров творения, нас приводят разные общие соображения, в особенности значение всевозможных преград и аналогичное распространение подродов, родов и семейств.

Что касается различающихся видов одного рода, которые, по нашей теории, расселились из одной коренной области, то и здесь трудности далеко не представятся непреодолимыми, если мы признаем, как это сделали сейчас, недостаточность наших сведений и вспомним, что некоторые формы жизни изменялись очень медленно, вследствие чего в их распоряжении был огромный промежуток времени для миграций; однако и в этом случае, как и в случае с особями одного вида, часто трудности велики.

Поясняя на примере влияние климатических перемен на распространение организмов, я старался показать, какую важную роль играл последний ледниковый период, который воздействовал даже на экваториальные области и в течение чередований холодных периодов на севере и юге допускал смешивание форм различных полушарий между собой, причем некоторые из них остались на горных вершинах во всех частях света. Чтобы показать, насколько велико разнообразие действующих время от времени способов переноса, я остановился несколько далее на способах расселения пресноводных организмов.

Если трудности нельзя признать непреодолимыми для предположения, что с течением времени все особи одного вида или различные виды одного рода произошли из одной области, тогда все крупные руководящие факты географического распространения объясняются теорией миграции с последующей модификацией и размножением новых форм. Отсюда нам становится понятным огромное значение преград, будет ли это суша или вода, не только в качестве разграничителей, но и в качестве образователей ботанических и зоологических провинций. Отсюда же нам становится понят-

ным сосредоточение близких видов в пределах одной области, а также, почему под различными широтами, например в Южной Америке, обитатели равнин и гор, лесов, болот и пустынь связаны между собой таинственным образом и также связаны с вымершими существами, которые населяли этот же материк прежде. Признавая взаимные отношения организмов наиболее важными, мы можем понять, почему две области почти с одинаковыми физическими условиями часто бывают населены очень различными формами жизни; здесь могло возникать почти бесконечное действие и взаимодействие организмов: в зависимости от промежутка времени, протекшего с тех пор, как колонисты заняли одну или обе области; в зависимости от характера сообщения, доступного в большем или меньшем размере для одних, а не других форм; в зависимости от того, пришлось или не пришлось иммигрантам вступить в более или менее прямую конкуренцию друг с другом и с местными формами; наконец, в зависимости от того, что в двух или более областях, независимо от их физических условий, могли сложиться бесконечно разнообразные условия жизни, так как иммигранты могли изменяться более или менее быстро; отсюда мы можем ожидать, что одни группы существ модифицировались значительно, другие лишь очень слабо, одни существуют в большом, другие в малом количестве, что мы действительно и находим в разных больших географических областях земного шара.

На основании того же принципа мы можем понять, как я старался показать, почему на океанических островах немного обитателей, но среди них много эндемичных или своеобразных форм, и почему, в зависимости от способов миграции, одна группа существ образована только эндемичными видами, тогда как другая, даже того же самого класса, может иметь все виды, одинаковые с видами соседней части света. Можем мы также понять, почему целые группы организмов, каковы батрахии и наземные млекопитающие, совершенно отсутствуют на океанических островах, тогда как даже наиболее уединенные океанические острова могут иметь свои собственные своеобразные виды летающих млекопитающих, т. е. летучих мышей. Становится понятным, почему существует некоторая связь между присутствием на островах млекопитающих в их более или менее модифицированном состоянии и глубиной моря, отделяющего такие острова от материка. Нам становится ясно, почему все обитатели архипелага, хотя и различаются на разных островах в видовом отношении, но тесно связаны между собой и связаны, но в меньшей степени, с обитателями ближайшего материка или другого места, откуда могли произойти иммигранты. Можно понять, почему при существовании в двух областях близкородственных или замещающих видов почти всегда найдется и несколько одинаковых видов, независимо от разделяющего их пространства.

Законы, управляющие жизнью, представляют замечательный параллелизм во времени и пространстве, на что часто указывал покойный Эдвард Форбз; законы, определяющие сукцессию форм в прошлые времена, почти те же, которые определяют их различие в разных географических областях в настоящее время. Мы видим это на множестве фактов. Существование каждого вида или группы видов непрерывно во времени; кажу-

щихся исключений из этого правила так немного, что мы можем отнести их к тому, что в промежуточных отложениях нами еще не открыты формы, которые в них отсутствуют, но встречаются как выше, так и ниже их; точно так же и в пространстве, как общее правило, что область обитания каждого вида или группы видов непрерывна; исключения же, хотя они и нередки, могут быть объяснены, как я старался показать, или миграциями в прошлом при иных условиях, или действующими время от времени способами переноса, или вымиранием вида в промежуточных пространствах. Виды и группы видов имеют пункты наибольшего развития как во времени, так и в пространстве. Группы видов, живущих в течение одного и того же периода времени или в одной и той же области, часто характеризуются даже незначительными общими чертами, каковы особенности скульптуры или окраски. Рассматривая длинную сукцессию прошлых веков или далеко отстоящие друг от друга области земного шара, мы обнаруживаем, что виды некоторых классов мало отличаются друг от друга, тогда как в другом классе или только в другом подразделении того же отряда между ними существует большое различие. Низкоорганизованные представители каждого класса обычно изменяются меньше высокоорганизованных как во времени, так и в пространстве; но в обоих случаях существуют исключения из этого правила. В соответствии с нашей теорией, эти различные соотношения во времени и пространстве понятны, потому что говорим ли мы о близких формах жизни, изменявшихся в течение последовательных веков, или о формах, которые изменились после миграции в отдаленные области, в обоих случаях эти формы связаны обычными узами сменяющихся поколений, в обоих случаях законы вариации одни и те же, и модификации накапливаются все теми же средствами естественного отбора.

Глава XIV

ВЗАИМНОЕ РОДСТВО ОРГАНИЗМОВ; МОФОЛОГИЯ; ЭМБРИОЛОГИЯ; РУДИМЕНТАРНЫЕ ОРГАНЫ

Классификация, группы, подчиненные другим группам. — Естественная система. — Правила и трудности классификации, объясняемые на основании теории общности происхождения, сопровождаемого модификацией. — Классификация разновидностей. — Происхождение всегда используется для классификации. — Аналогичные, или адаптивные, признаки. — Родство общее, сложное и расходящееся по радиусам. — Вымирание обособляет и разграничивает группы. — Морфология, сходство между членами одного и того же класса, между частями одного и того же организма. — Эмбриология, ее законы, их объяснение вариациями, которые возникают не в раннем возрасте и наследуются в соответствующем возрасте. — Рудиментарные органы, объяснение их происхождения. — Краткий обзор.

Классификация

Начиная с отдаленнейшего периода истории мира, сходство между организмами выражается в нисходящих степенях, вследствие чего их можно классифицировать по группам, соподчиненным другим группам. Эта классификация непроизвольна, как произвольна, например, группировка звезд в созвездия. Существование групп имело бы простое значение, если бы одна группа была приспособлена исключительно для жизни на суше, а другая — в воде, одна — к употреблению в пищу мяса, другая — растительных веществ и т. д.; но на самом деле положение совсем иное, так как хорошо известно, как часто члены даже одной подгруппы разнятся между собой по образу жизни. Во II и IV главах, о вариации и естественном отборе, я пытался показать, что наиболее варьируют в каждой стране широко распространенные и обычные, т. е. доминирующие виды, принадлежащие к обширным родам каждого класса. Разновидности, или зарождающиеся виды, происходящие таким образом, в конце концов превращаются в новые и различающиеся виды; а последние по закону наследственности склонны производить другие новые и доминирующие виды. Следовательно, группы, ныне обширные и содержащие много доминирующих видов, склонны развиваться, все более и более увеличиваясь в объеме. Далее я пытался показать, что вследствие наклонности варьирующих потомков каждого вида занять возможно большее число возможно разнообразных мест в экономии

природы, они обнаруживают постоянную наклонность к дивергенции признаков. Последнее заключение подтверждается наблюдением множества разнообразных форм, вступающих друг с другом в самую упорную конкуренцию во всякой небольшой области, и некоторыми фактами натурализации.

Я пытался также показать, что у форм, возрастающих в числе и дивергировавших в признаках, есть постоянная склонность заместить и истребить предшествующие им формы, менее дивергировавшие в признаках и менее улучшенные. Прошу читателя обратиться к диаграмме, иллюстрирующей, как это уже пояснено ранее, действие этих различных принципов, и он увидит, что неизбежным результатом будет распадение модифицированных потомков общего предка на подчиненные группы. В этой диаграмме каждая буква на верхней линии обозначает род, содержащий несколько видов; все роды, расположенные по этой верхней линии, составляют вместе один класс, так как произошли от общего предка и, следовательно, унаследовали некоторые общие черты. Но на том же основании три рода слева, имеющие гораздо более общего между собой, образуют подсемейство, отличное от подсемейства, содержащего два ближайших рода справа, которые произошли от общего предка, дивергировав в признаках на пятой стадии развития. Эти пять родов также имеют много общего, но менее, чем роды каждого подсемейства, и образуют вместе семейство, отличное от того, которое содержит три рода еще далее справа, дивергировавшие в более раннем периоде. Все эти роды, происшедшие от (*A*), образуют отряд, отличный от того, который обнимает роды, происшедшие от (*I*). Таким образом, мы имеем здесь много происшедших от общего предка видов, которые группируются в роды, роды — в подсемейства, семейства и отряды, а все вместе — в один большой класс. Так, по моему мнению, объясняется важный факт естественного распределения организмов в группы, подчиненные одна другой, — факт, который вследствие своей обычности мало обращает на себя наше внимание.[1] Нет никакого сомнения, что органические существа, подобно всем другим предметам, могут быть классифицированы различно — либо искусственно, на основании единичных признаков, либо более естественно, на основании большого числа признаков. Мы знаем, например, что таким образом можно классифицировать минералы и химические элементы. В этом случае нет, конечно, никакого отношения между классификацией и генеалогической последовательностью, и в настоящее время неизвестно, на основании чего распределяются названные тела по группам. Но по отношению к органическим существам дело обстоит иначе: вышеизложенный взгляд стоит в полном согласии с естественным распределением организмов по группам, подчиненным одна другой, и никогда не было сделано попытки дать этому другое объяснение.[1]

Как мы видели, натуралисты стараются расположить виды, роды и семейства каждого класса по так называемой Естественной системе. Но что разумеется под этой системой? Некоторые авторы говорят, что это только схема, по которой соединяются более сходные организмы и разделяются наиболее несходные; другие видят в ней искусственный метод возможно

краткого выражения общих положений, т. е. выражения одной фразой признаков, общих, например, всем млекопитающим, другой — общих всем хищным, третьей — общих всему роду собак, а затем прибавлением только одного термина дается уже полное определение каждого вида собак. Удобство и польза такой системы бесспорны. Но многие натуралисты думают, что под Естественной системой надо разуметь нечто большее; они думают, что в ней выражается план Творца; но пока не будет определено, что разуметь под планом творца — известный ли порядок во времени или в пространстве, или во времени и пространстве, или еще что-либо другое, мне кажется, что это утверждение ни в какой мере не увеличивает наших знаний. Изречения, подобные часто повторяемому в более или менее завуалированной форме известному изречению Линнея, что не признаки определяют род, а род определяет признаки, по-видимому, указывают, что наши классификации предполагают связь более глубокую, чем простое сходство. И я думаю, что они действительно представляют собой нечто большее; я думаю, что общность происхождения, единственная известная причина близкого сходства организмов и есть та связь между ними, которая, хотя и выражена разными степенями модификаций, до некоторой степени раскрывается перед нами при помощи наших классификаций.

Познакомимся теперь с правилами классификации и теми трудностями, которые возникают вследствие той точки зрения, что классификация либо раскрывает какой-то неведомый план творения, либо просто представляет собой схему, служащую для выражения общих положений и сближения наиболее сходных между собой форм. Можно подумать (и в прежнее время так действительно и думали), что наибольшее значение в классификации имеют те черты строения, которые определяют образ жизни и место, занимаемое известным существом в экономии природы. Но ничто не может быть ошибочнее такого взгляда. Никто не станет считать, что внешнее сходство мыши с землеройкой, дюгоня с китом и кита с рыбой имеет какое-нибудь значение. Подобные сходства, как ни тесно связаны они со всей жизнью того или иного существа, имеют значение только в качестве «адаптивных, или аналогичных, признаков»; но к разбору подобных сходств мы еще вернемся. Можно даже признать за общее правило, что чем меньше какая-либо часть организации связана с каким-либо особым образом жизни, тем больше она имеет значение для классификации. Например, Оуэн, говоря о дюгоне, замечает: «Так как половые органы имеют самое отдаленное отношение к образу жизни и корму животного, я всегда считал их за такие органы, которые дают ясное указание на истинное родство животного. При модификациях этих органов весьма трудно смешать адаптивный признак с признаком существенным». Замечательно, что вегетативные органы растений, от которых зависит их питание и жизнь, имеют мало значения, тогда как их органы воспроизведения вместе с семенем и зародышем, которые они производят, имеют величайшее значение.[2] Точно так же, рассматривая ранее некоторые морфологические признаки, которые не имеют функционального значения, мы видели, что они часто играют огромную роль в классификации. Это обусловливается их постоянством у многих близких групп; постоянство же их в свою очередь зависит

главным образом от того, что естественный отбор не сохраняет и не накапливает несущественные уклонения, так как его влияние распространяется только на полезные признаки.[2]

Что чисто физиологическое значение органа не определяет его классификационного значения, почти доказано тем, что в близких группах один и тот же орган, который, как мы имеем все основания предполагать, имеет почти одно и то же физиологическое значение, обладает весьма различным классификационным значением. Нет натуралиста, который, проработав долгое время над какой-либо группой, не был бы поражен этим фактом, и это вполне признается в работах почти всех авторов. Достаточно сослаться на такой высокий авторитет, как Роберт Браун (Robert Brown), который, говоря о некоторых органах Proteaceae, замечает, что их значение как родовых признаков, «подобно значению всех других частей, не только в этом, но, как мне кажется, во всяком естественном семействе, весьма неодинаково и в некоторых случаях как бы совершенно утрачено». В другой работе он также говорит, что родовые группы Connaraceae «разнятся между собой по присутствию у них одной или более завязей, по присутствию или отсутствию белка, по створчатому или чешуйчатому почкосложению. Каждый из этих признаков часто имеет более чем родовое значение; но в этой группе, даже взятые все вместе, они оказываются недостаточными для того, чтобы отделить род Cnestis от рода Connarus». Возьем пример из класса насекомых: в одном из больших подразделений перепончатокрылых антенны, по замечанию Уэствуда (Westwood), весьма постоянны по своему строению, в другом разнятся очень сильно, но эти различия имеют совершенно второстепенное значение в классификации; и, однако, никто не скажет, что физиологическое значение антенн у насекомых этих двух подразделений одного и того же отряда различно. Можно бы привести еще ряд примеров, доказывающих, что известный важный по своим функциям орган имеет весьма различное значение для классификации в пределах одной и той же группы существ.

Далее, никто не скажет, что рудиментарные или атрофированные органы имеют большое физиологическое или жизненное значение; однако несомненно органы в подобном состоянии часто имеют большое значение для классификации. Никто не будет спорить против того, что рудиментарные зубы в верхней челюсти молодых жвачных и некоторые рудиментарные косточки ноги весьма важны для доказательства близкого родства жвачных с толстокожими. Роберт Браун сильно настаивал на том, что положение рудиментарных цветков очень важно для классификации злаков.

Можно бы привести многочисленные примеры того, что признаки частей, имеющих весьма малое физиологическое значение, по общему признанию весьма пригодны для характеристики целых групп. Например, присутствие или отсутствие открытого прохода от ноздрей к ротовой полости, представляющего собой, по Оуэну, единственный признак, безусловно, отделяющий рыб от пресмыкающихся; загнутый внутрь угол нижней челюсти у сумчатых; способ складывания крыльев у насекомых; окраска у некоторых водорослей; волоски на частях цветка у злаков; характер кожного покрова, каковы перья и волосы у позвоночных.

Если бы утконос вместо шерсти был покрыт перьями, этот внешний и незначительный признак натуралисты признали бы за важное указание при определении степени родства этого странного существа с птицами.

Такое значение несущественных признаков для классификации зависит преимущественно от их корреляции с другими более или менее существенными признаками. Значение же комплекса признаков в естественной истории совершенно очевидно. Вследствие этого, как это часто отмечалось, вид может уклониться от своих родичей по некоторым признакам, очень важным в физиологическом отношении и имеющим почти всеобщее распространение, и тем не менее не будет никакого сомнения, куда его отнести. Поэтому также было найдено, что классификация, основанная на одном признаке, как бы важен он ни был, всегда была неудачна, потому что нет такой черты организации, которая всегда оставалась бы постоянной. Значение комплекса признаков, даже в том случае, когда между ними нет ни одного существенного, уже само по себе объясняет нам высказанный Линнеем афоризм, что не признаки определяют род, а род определяет признаки, потому что, по-видимому, он основан на оценке значения многих несущественных черт сходства, слишком незначительных, чтобы их можно было определить. Некоторые растения, принадлежащие к Malpighiaceae, производят цветки полные и недоразвитые; у последних, как замечает А. де Жюссье (A. de Jussieu), «бо́льшая часть признаков вида, рода, семейства и класса исчезает, па смех нашей классификации». Но хотя Aspicarpa в продолжение нескольких лет производила во Франции только такие недоразвитые цветки, резко отличающиеся по множеству важных особенностей строения от настоящего типа семейства, г-н Ришар (Richard), по замечанию Жюссье, все-таки прозорливо пришел к заключению, что этот род тем не менее должен оставаться среди Malpighiaceae. Этот случай хорошо поясняет дух наших классификаций.

Фактически натуралисты, когда работают, не обращают внимания на физиологическое значение признаков, которыми они пользуются для характеристики группы или для определения места данного вида в системе. Если они находят более или менее однообразный признак, общий большому числу одних форм и не встречающийся у других, они пользуются им, придавая ему большое значение; если же он свойствен меньшему числу форм, то ему придают второстепенное значение. Некоторые натуралисты признали, что этот принцип совершенно справедлив, и никто не высказал этого так ясно, как превосходный ботаник Огюст Сент-Илер (Aug. St. Hiliaire). Если разные несущественные признаки встречаются всегда вместе, то, хотя бы связь между ними и не была найдена, им приписывается большое значение. Так как у большинства групп животных важные органы, каковы органы кровообращения, дыхания и размножения, более или менее однообразны, их считают за весьма пригодные для целей классификации, но в некоторых группах все эти наиболее важные жизненные органы, как найдено, являются признаками совершенно второстепенного значения. [3]Так, недавно Фриц Мюллер указал, что в одной и той же группе ракообразных Cypridina имеет сердце, тогда как у двух очень близких

родов, Cypris и Cytherea, этот орган отсутствует; один вид Cypridina имеет хорошо развитые жабры, тогда как другой лишен их.[3]

Так как естественная классификация, конечно, обнимает все возрасты, то нам понятно, почему признаки зародыша так же важны, как и признаки взрослого животного. Но зато с обычной точки зрения совершенно неясно, почему строение зародыша важнее для целей классификации, чем строение взрослого организма, который, собственно, и выполняет основную роль в экономии природы. Однако то, что эмбриональные признаки наиболее важны, решительно отстаивалось такими великими натуралистами, как Мильн Эдвардс и Агассиц; и это учение всеми признается правильным. [4]Тем не менее значение эмбриональных признаков иногда преувеличивали, так как из них не выключались адаптивные признаки личинок, и, чтобы доказать это, Фриц Мюллер построил исключительно на этих признаках систематику обширного класса ракообразных, которая и оказалась не соответствующей естественной системе. Но не может быть сомнения, что эмбриональные признаки, за исключением личиночных, имеют огромное значение для классификации не только животных, но и растений.[4] Главные подразделения цветковых растений основаны на различиях в зародыше — на количестве и положении семядолей и на способе развития первичного побега и корешка зародыша. Мы сейчас же увидим, почему эти признаки имеют такое большое значение для классификации, а именно потому, что естественная система построена генеалогически.

Цепи родства часто сильно влияют на наши классификации. Нет ничего легче, как дать сумму признаков, общих всем птицам; но в отношении ракообразных такая попытка до сих пор оказывалась невозможной. Ракообразные, занимающие противоположные концы ряда, едва ли имеют какой-либо общий признак; но крайние виды, будучи близки к другим, которые в свою очередь близки со следующими и т. д., бесспорно должны быть признаны принадлежащими к этому, а не к другому классу Articulata.

Географическим распространением также часто пользовались, хотя, быть может, не вполне логично, при классификации, и особенно обширных групп, обнимающих много очень близких форм. Темминк (Temminck) настаивает на пользе и даже необходимости этого приема для некоторых групп птиц, и ему следовали многие энтомологи и ботаники.

Наконец, что касается сравнительного значения разных групп видов, каковы отряды, подотряды, семейства, подсемейства и роды, то они, по-видимому, по крайней мере в настоящее время, почти произвольны. Некоторые из выдающихся ботаников, каковы м-р Бентем (Bentham) и другие, упорно настаивали на произвольном значении этих групп. Для растений и насекомых можно привести примеры того, что группа, сначала рассматриваемая опытными натуралистами только как род, возводилась в подсемейство и семейство; и это происходило не потому, что дальнейшие исследования открывали важные особенности строения, пропущенные сначала, а потому, что с течением времени были открыты многочисленные более или менее близкие виды.

Все предыдущие правила, равно как обстоятельства, помогающие классификациям, и трудности, встречаемые при этом, если я не особенно ошибаюсь, можно объяснить, признав, что Естественная система основана на общности происхождения, сопровождаемого модификациями; что признаки, которые считаются натуралистами за указание истинного родства между двумя или более видами, унаследованы ими от общего предка; что всякая правильная классификация есть классификация генеалогическая; что общность происхождения и есть та скрытая связь, которую бессознательно ищут натуралисты, а вовсе не какой-то неизвестный план творения, или выражение общих положений, или сближение и разделение более или менее сходных предметов.

Но я должен выразить мою мысль более полно. Я думаю, что *расположение* групп внутри каждого класса в должной субординации и отношении друг к другу, чтобы быть естественным, должно быть строго генеалогическим, но что *размер* различий в разных ветвях или группах, находящихся на одной и той же степени кровного родства с общим предком, может колебаться весьма значительно, так как он зависит от разных степеней модификации, пройденных этими группами; это и выражается размещением форм по разным родам, семействам, подотрядам и отрядам. Читателю будет понятнее, что подразумевается под этим, если он возьмет на себя труд обратиться к диаграмме, приложенной к IV главе. Предположим, что буквы от A до L обозначают родственные роды, существовавшие в течение силурийской эпохи и происшедшие от еще более древних форм. Один вид в каждом из трех этих родов (A, F и I) оставил своих модифицированных потомков до наших дней, и эти потомки представлены 15 родами (от a^{14} до z^{14}), отмеченными на самой верхней горизонтальной линии. Все эти модифицированные потомки каждого взятого вида по крови, или по происхождению, находятся в одинаковой степени родства и метафорически их можно назвать кузенами в одной и той же миллионной степени; но они очень сильно и весьма широко отличаются друг от друга. Формы, происшедшие от A, теперь распались на два или три семейства, образующие отряд, отличный от того, который произошел от I, и также распался на два семейства. Существующие виды, происшедшие от A, не могут быть помещены в один род с предком A, точно так же как виды, происшедшие от I, не могут быть помещены в один род с прародителем I. Но существующий род F^{14}, как можно предположить, модифицировался лишь в слабой степени и может ранжироваться так же, как предковый род F, пример чему представляют немногие еще существующие организмы, относящиеся к силурийским родам. Таким образом, сравнительное значение различий между этими органическими существами, находящимися в одной и той же степени кровного родства друг с другом, сделалось весьма различным. Однако их генеалогическое *соотношение* остается совершенно устойчивым не только в настоящее время, но и в каждый последовательный период их развития. Все модифицированные потомки A унаследовали нечто общее от их общего предка, точно так же все потомки I; точно то же будет иметь место в каждой субординированной ветви потомков на каждой последовательной стадии. Однако если мы пред-

положим, что какой-нибудь потомок A или I модифицировался настолько, что утратил все следы своего родства, то в этом случае и его место в естественной системе будет утрачено, что, по-видимому, действительно случилось с немногими из ныне существующих организмов. Все потомки рода F на протяжении длинной линии их развития, как предположено, модифицировались очень мало и образуют один род. Но этот род, хотя и стоит весьма изолированно, все еще занимает свое настоящее промежуточное положение. Изображение групп в том виде, как это дано в диаграмме на плоскости, слишком просто. Ветви дивергировали во всех направлениях. Если названия групп написать просто в один ряд, изображение будет еще менее естественным, и общеизвестно, что в ряде, представленном на плоскости, невозможно изобразить родство, которое мы обнаруживаем в природе между существами одной и той же группы. Таким образом, естественная система представляет генеалогическое расположение существ, как в родословном древе, но степень модификации, которой подверглись разные группы, выражается в размещении их по разным так называемым родам, подсемействам, семействам, подотрядам, отрядам и классам.

Этот взгляд на классификацию заслуживает того, чтобы быть поясненным на примере, взятом из области лингвистики. Если бы у нас была полная генеалогия человеческого рода, то генеалогическое размещение рас человека дало бы и наилучшую классификацию разных языков, употребляемых в настоящее время во всех странах света; для включения всех исчезнувших языков и всех переходных, слегка разнящихся наречий это была бы единственная возможная система. Но возможно, что один из древних языков изменился очень мало и дал начало немногим новым языкам, тогда как другие изменились очень сильно в зависимости от расселения, изоляции и степени цивилизации разных рас, связанных общим происхождением, и дали таким путем начало многим новым наречиям и языкам. Разные степени различия между языками одного и того же корня могут быть выражены установлением групп, подчиненных друг другу; но истинная или даже единственно возможная система все же должна быть генеалогической; и она была бы естественной в самом строгом смысле, потому что она могла бы связать вместе все языки, как исчезнувшие, так и современные, на основании их родства и представить разветвления и происхождение каждого языка.

В подтверждение этого взгляда коснемся классификаций разновидностей, относительно которых мы знаем или предполагаем, что они произошли от одного вида. Они группируются, образуя вид, точно так же, как подразновидности входят в состав разновидности; а в некоторых случаях, как например у домашнего голубя, можно установить еще и другие ступени различий.[5] При этом придерживаются приблизительно тех же самых правил, что и при классификации видов. Некоторые авторы настаивали на необходимости располагать разновидности по естественной, а не по искусственной системе; нас, например, предостерегают от соединения двух разновидностей ананаса на основании одного только очень большого сходства их плода, хотя он и является наиболее важной частью:

никто не соединит шведский турнепс и обыкновенную брюкву, хотя их съедобные утолщенные стебли так похожи друг на друга. Той частью, которая оказывается наиболее постоянной, пользуются для классификации разновидностей; так, известный агроном Маршалл (Marshall) говорит, что для классификации крупного рогатого скота всего удобнее рога, так как они менее изменчивы, чем форма тела, масть и т. д., тогда как у овец рога мало пригодны для этого, потому что очень непостоянны. Я убежден, что если бы мы имели действительную родословную разновидностей, то генеалогическая классификация их получила бы всеобщее предпочтение; и в некоторых случаях это пытались действительно сделать. В самом деле, мы можем быть вполне уверены, что, независимо от бо́льших или меньших модификаций, принцип наследственности будет соединять вместе формы, близкие друг к другу в наибольшем количестве пунктов. Так, хотя некоторые подразновидности голубей турманов отличаются друг от друга по такому важному признаку, как длина клюва, однако их всех соединяют вместе вследствие их общей привычки кувыркаться; и даже коротко-клювую породу, почти или совсем утратившую эту привычку, мы все-таки без всякого колебания оставляем в той же самой группе, потому что она близка к остальным по крови и сходна с ними в некоторых других отношениях.[6]

Что касается видов в естественном состоянии, то каждый натуралист фактически учитывал в своей классификации их происхождение, так как в самую нижнюю ступень классификации, в вид, он включает оба пола, а как сильно разнятся они иногда между собой даже в наиболее существенных чертах, хорошо известно каждому натуралисту; едва ли можно найти что-либо общее между взрослыми самцами и гермафродитами некоторых усоногих раков, но никто и не помышляет об их разделении. [7]Как только стало известно, что три формы орхидных — Monachanthus, Myanthus и Catasetum, которые раньше относили к трем разным родам, иногда развиваются на одном и том же растении, их немедленно стали считать за разновидности; в настоящее время я могу доказать, что это мужская, женская и гермафродитная формы одного и того же вида.[7] Натуралист относит к одному виду разные личиночные стадии одной и той же особи, как бы сильно ни отличались они друг от друга и от взрослого животного, и так же поступают с так называемыми чередующимися поколениями Стенструпа, которые только в известном техническом смысле могут быть приняты за одну особь. Он включает уродства и разновидности не на основании их частичного сходства с родительской формой, а вследствие их происхождения от нее.[8]

Так как происхождением вообще пользуются, соединяя в одно целое особей одного и того же вида, хотя самцы, самки и личинки бывают иногда крайне различны, и так как им же пользуются при классификации разновидностей, претерпевших известную и в некоторых случаях значительную степень модификации, то не пользуются ли происхождением бессознательно и при группировке видов в роды, и родов в группы высшего порядка, и всех вместе — в так называемую естественную систему? Я думаю, что им пользуются бессознательно, и только при этом условии я

могу понять различные правила и приемы, которым следуют наши лучшие систематики. Не имея написанных генеалогий, мы в сходствах различного рода принуждены искать следы общности происхождения. Поэтому мы выбираем такие признаки, относительно которых существует наименьшая вероятность, что они модифицировались в связи с теми условиями существования, в которых находился каждый вид в последнее время. С этой точки зрения рудиментарные структуры настолько же пригодны или даже еще более пригодны, чем другие части организации. Мы не заботимся о том, насколько несущественным может быть какой-либо признак; будет ли это только загиб внутрь угла нижней челюсти, способ складывания насекомым крыла, кожа, покрытая волосами или перьями, но если такой признак преобладает у большого числа различных видов, особенно у таких, которые сильно разнятся по образу жизни, то он и приобретает большое значение, так как мы можем объяснить его присутствие у столь многих форм с весьма различными привычками только унаследованием от общего предка. В этом смысле мы можем ошибиться относительно отдельных черт строения, но если несколько признаков, хотя бы и не существенных, выражены в большой группе организмов, отличающихся различным образом жизни, то на основании теории общности происхождения мы можем быть почти уверены, что эти признаки унаследованы от общего предка; и мы знаем, что такие комплексы признаков имеют особенное значение в классификации.

Мы можем понять, почему вид или группа видов могут отличаться от близких форм в разных весьма существенных чертах и все-таки объединяются при классификации. Это можно спокойно допускать, и это часто допускается, пока достаточное количество признаков, даже несущественных, обнаруживает скрытую связь общности происхождения. Пусть у двух форм нет ни одного общего признака, но если эти крайние формы связаны друг с другом цепью промежуточных групп, мы можем смело признать общность их происхождения и помещаем всех их в один класс. Так как мы находим, что физиологически очень важные органы, т. е. такие, которые служат для сохранения жизни при самых разных условиях существования, вообще наиболее постоянны, мы приписываем им особенное значение; но если те же самые органы в другой группе или в подразделении какой-либо группы оказываются весьма различными, они сразу теряют значение для нашей классификации. Мы сейчас увидим, почему эмбриологические признаки имеют такое большое значение для классификации. Географическое распространение может быть иногда удобно для классификации обширных родов, потому что все виды одного и того же рода, населяющие какую-нибудь отдельную и изолированную область, по всей вероятности, произошли от одних и тех же предков.

Аналогичные сходства

На основании вышеизложенного нам должно быть понятно в высшей степени важное различие между действительным родством и сходством по аналогии, или адаптивным. Ламарк первый обратил на это внимание и

нашел себе талантливых последователей в Маклее (Macleay) и других. Сходство в форме тела и похожих на плавники передних конечностях между дюгонями и китами, а также между этими двумя отрядами млекопитающих и рыбами является аналогичным. [9]Таково же сходство между мышью и землеройкой (Sorex), принадлежащими к разным отрядам, или еще более близкое сходство, на чем настаивает м-р Майварт, между мышью и маленьким сумчатым животным (Antechinus) Австралии. В последнем случае сходство, на мой взгляд, объясняется адаптацией к сходным активным движениям среди зарослей и травы, а также необходимостью прятаться от врагов.[9]

Среди насекомых существуют бесчисленные примеры подобного рода, и потому-то Линней, обманутый внешним сходством, принял насекомое из Homoptera за моль. Нечто подобное мы видим даже у наших домашних разновидностей, как например поразительное сходство в форме тела улучшенных пород китайской и обыкновенной свиньи, происшедших от разных видов, или одинаково утолщенный стебель обыкновенной брюквы и шведского турнепса, принадлежащего к другому виду. Сходство между борзой собакой и скаковой лошадью едва ли более фантастично, чем аналогии, проводимые некоторыми авторами между весьма различными животными.

Признавая действительную важность признаков для классификации в той мере, в какой они указывают на общее происхождение, можно легко понять, почему аналогичные, или адаптивные, признаки, хотя и весьма важные для благополучия существ, почти не имеют значения в глазах систематика. Конечно, животные, принадлежащие к двум весьма различным линиям происхождения, могли оказаться адаптивными к сходным условиям и потому приобрести большое внешнее сходство, но такого рода сходство не указывает на кровное родство, а скорее скрывает его. Поэтому мы можем также понять и то кажущееся нам парадоксальным положение, что одни и те же признаки являются аналогичными при сравнении одной группы с другой, но указывают на истинное родство при сравнении членов одной и той же группы; так, форма тела и подобные плавникам конечности — только аналогичные признаки, если сравнивать китов с рыбами, потому что они в обоих классах являются адаптациями для плавания в воде; но при сравнении друг с другом отдельных членов семейства китов форма тела и подобные плавникам конечности представляют собой признаки, указывающие на истинное родство, потому что эти признаки столь сходны во всем семействе, что мы не можем сомневаться в том, что они были унаследованы от общего предка. То же относится и к рыбам.

[10]Можно привести многочисленные случаи поразительного сходства отдельных частей или органов, приспособленных для выполнения одних и тех же функций, у совершенно различных существ. Хороший пример представляет близкое сходство челюстей собаки и тасманийского волка (Thylacinus) — животных, стоящих весьма далеко друг от друга в естественной системе. Но это сходство ограничивается общим видом, а также выдающимися клыками и режущим краем коренных зубов. Действительно, зубы их различаются весьма сильно: у собаки с каждой стороны в верхней

челюсти четыре ложнокоренных и только два истинно коренных, у тасманийского волка — три ложнокоренных и четыре истинно коренных. Кроме того, истинно коренные зубы сильно отличаются у обоих животных по относительной величине и строению. Зубам взрослого животного предшествуют совершенно различные молочные зубы. Конечно, можно отрицать, что зубы каждой из этих двух групп животных адаптировались к разрыванию мяса путем естественного отбора последовательных вариаций; но если допустить это в одном случае, то для меня непонятно, почему бы это можно было отрицать в другом. И я рад узнать, что такой выдающийся авторитет, как проф. Флауэр (Flower), пришел к тому же заключению.

Приведенные в одной из предыдущих глав поразительные случаи наличия у весьма различных рыб электрических органов, у весьма различных насекомых — органов свечения, у орхидей и ластовневых — пыльцевых масс, снабженных клейкими дисками,— все эти случаи относятся к той же самой категории аналогичных сходств. Но они до такой степени удивительны, что приводились как трудности или возражения против нашей теории. Во всех этих случаях удается раскрыть глубокое различие в росте или развитии частей и обычно в их строении в зрелом состоянии. Цель достигается одна и та же, но пути ее достижения, хотя на вид и кажутся теми же самыми, существенно различны. Принцип, ранее указанный под названием *«аналогичная вариация»*, вероятно, часто проявляется в этих случаях, т. е. члены одного и того же класса, хотя и связанные только отдаленным родством, унаследовали так много общего в их строении, что способны под влиянием сходных побуждающих причин и варьировать сходным образом; а это, очевидно, будет способствовать приобретению путем естественного отбора частей или органов, весьма похожих друг на друга, независимо от прямой унаследованности их от общего предка.

Так как виды различных классов нередко были адаптированы путем последовательных незначительных модификаций к жизни в приблизительно одинаковых условиях, например к жизни в одной из трех сред — на суше, в воздухе или воде, то, быть может, нам удастся на основании этого понять, почему иногда наблюдается параллелизм в числе подгрупп различных классов. Натуралист, сталкиваясь с параллелизмом подобного рода, произвольным увеличением или уменьшением значения групп в разных классах (а весь наш опыт говорит нам, что установление этого значения все еще совершенно произвольно) может легко расширить этот параллелизм, и отсюда, по всей вероятности, произошли различные системы классификаций: септернарная, квинарная, кватернарная, тернарная.

Есть еще другая любопытная категория случаев, в которых тесное внешнее сходство зависит не от адаптации к одинаковому образу жизни, а приобретается в целях защиты. Я имею в виду тот удивительный способ, путем которого некоторые бабочки подражают, как это первый описал Бейтс (Bates), другим совершенно отличным видам. Этот превосходный наблюдатель показал, что в некоторых районах Южной Америки, где

например Ithomia встречается в огромных количествах, другая бабочка, именно Leptalis, часто оказывается примешанной к роям первой; последняя бабочка до того похожа на Ithomia по расположению полос и оттенкам окраски, равно как и по форме своих крыльев, что м-р Бейтс, изощривший свои глаза в продолжение одиннадцатилетнего коллектирования, постоянно ошибался, хотя всегда внимательно следил за нею. Будучи пойманы и сравнены, подражающие формы и те, которым подражают, оказываются весьма различными в основных чертах строения и принадлежат не только к разным родам, но часто даже к разным семействам. Если бы такая мимикрия встретилась один, два раза, то ее можно было бы отнести к случаям замечательного совпадения. Но если мы перейдем из той области, где один вид Leptalis подражает Ithomia, в другую, то мы найдем другие подражающие виды и те, которым подражают, принадлежащие к тем же двум родам и равным образом близко сходные. В общем насчитывают не меньше десяти родов, содержащих виды, подражающие другим бабочкам. И подражатели, и те, которым подражают, всегда населяют ту же самую область; мы никогда не находим имитатора живущим вдали от того, которому он подражает. Подражатели почти неизменно редкие насекомые; формы, которым подражают, почти всегда чрезвычайно многочисленны. В той же самой области, в которой один вид Leptalis очень точно подражает определенному виду Ithomia, иногда встречаются и другие бабочки, подражающие той же самой Ithomia; таким образом, в одном и том же месте виды трех родов бабочек и даже одна моль очень близко похожи на бабочку, принадлежащую к четвертому роду. Особенного внимания заслуживает то обстоятельство, что многие из мимикрирующих форм Leptalis, точно так же, как и формы, служащие для подражания, как это можно доказать на ряде постепенных переходов, представляют собою только разновидности одного и того же вида, тогда как другие суть несомненно особые виды. Но можно спросить, почему одни рассматриваются как формы, которым подражают, а другие — как формы-подражатели? М-р Бейтс удовлетворительно отвечает на этот вопрос, показав, что форма, которой подражают, сохраняет обычный вид и окраску той группы, к которой принадлежит, тогда как обманщики изменили окраску и форму и не похожи на своих ближайших родственников.

Прежде всего мы должны выяснить, чему приписать, что некоторые равноусые и разноусые бабочки так часто надевают наряд другой и совершенно отличной формы; почему, к недоумению натуралистов, природа прибегает к театральным трюкам. М-р Бейтс, без сомнения, напал на правильное объяснение. Формы, которым подражают, всегда многочисленны и обычно избегают уничтожения в больших размерах, потому что иначе они не могли бы встречаться в таком множестве; и в настоящее время собрано много доказательств в пользу того, что они не по вкусу птицам и другим насекомоядным животным. С другой стороны, формы подражающие, населяющие ту же самую область, сравнительно редки и принадлежат к редким группам; отсюда следует заключить, что они должны обычно страдать от какой-то опасности, потому что иначе, если принять во внимание количество откладываемых всеми бабочками яиц, они в те-

чение трех или четырех поколений сильно размножились бы по всей стране. И вот если член одной из этих преследуемых и редких групп приобрел внешность, настолько похожую на внешность хорошо защищенного вида, что постоянно вводит в заблуждение опытный глаз энтомолога, он должен обманывать и преследующих его птиц, и насекомых и таким образом часто избегать уничтожения. Вообще можно сказать, что м-р Бейтс вполне уловил тот процесс, посредством которого мимикрирующие формы становятся столь похожими на формы, служащие для подражания, так как он нашел, что некоторые формы Leptalis, подражающие многим другим бабочкам, до крайности изменчивы. В одной области встречается несколько разновидностей, из которых только одна до известной степени походит на Ithomia, обычную в той же области. В другой встречаются две или три разновидности, из коих одна обычнее других и вместе с тем точно походит на другую форму Ithomia. На основании таких фактов м-р Бейтс приходит к заключению, что Leptalis только начала варьировать, и если какая-нибудь ее разновидность оказывается до известной степени сходной с какой-нибудь обыкновенной бабочкой той же самой области, то эта разновидность, вследствие ее сходства с преуспевающей и мало преследуемой формой, имеет большие шансы избежать уничтожения хищными птицами и насекомыми и, следовательно, чаще сохраняется; «менее совершенные степени сходства элиминируются поколение за поколением, и только на долю других выпадает возможность продолжать свой род». Таким образом, мы имеем в этом случае великолепный пример естественного отбора.

М-ры Уоллес и Тримен (Trimen) в свою очередь описали несколько столь же поразительных случаев подражания у бабочек Малайского архипелага и Африки и у некоторых других насекомых. М-р Уоллес открыл также один подобный случай у птиц, но мы не знаем ни одного такого случая у более крупных млекопитающих. Большая распространенность подражания у насекомых сравнительно с другими животными является, вероятно, следствием их малых размеров; насекомые не способны на самозащиту, за исключением видов, снабженных жалом, и я никогда не слыхал, чтобы такие насекомые подражали другим, тогда как им подражают; насекомые не могут также легко избежать на лету охотящихся за ними более крупных животных; поэтому, говоря метафорически, подобно большинству слабых существ, они должны прибегать к обману и притворству.

Можно заметить, что процесс подражания никогда, вероятно, не начинается между формами, очень разнящимися по окраске. Но, начинаясь у видов, до некоторой степени уже сходных, он может привести вышеуказанным способом к очень полному сходству, если оно полезно; и если форма, которой подражают, последовательно и постепенно модифицируется под влиянием какого-либо фактора, то и подражающая форма может пойти по тому же самому пути и, таким образом, измениться в такой степени, что приобретет в конце концов форму и окраску, совершенно непохожие на то, что наблюдается у других членов семейства, к которому она принадлежит. Однако в этом отношении встречается известная трудность, потому что в некоторых случаях необходимо допустить, что отдаленные

члены нескольких различных групп, до того, как они дивергировали до ныне наблюдаемой степени, случайно были похожи на какого-либо члена другой, покровительствуемой группы в достаточной степени, чтобы находить в этом некоторую защиту; это и должно было послужить основанием для последующего приобретения более полного сходства.[10]

О природе родства, связывающего органические существа

Так как модифицированные потомки доминирующих видов, принадлежащих к обширным родам, склонны унаследовать преимущества, делавшие группы, к которым они принадлежат, обширными и их прародителей доминирующими, то тем самым они получают возможность широко распространиться и занять все большее и большее количество мест в экономии природы. Более крупные и более доминирующие группы в пределах каждого класса обладают наклонностью увеличиться таким путем в объеме, и вследствие этого они подавляют меньшие и более слабые группы. Этим мы можем объяснить тот факт, что все организмы, как современные, так и вымершие, включаются в небольшое число больших отрядов и в еще меньшее число классов. Чтобы показать, как невелико число высших групп и как широко они распространены по всему миру, приведем тот замечательный факт, что открытие Австралии не прибавило ни одного насекомого, которое принадлежало бы к новому классу, а что касается растений, то, как говорит д-р Хукер, оно дало только два или три небольших семейства.

В главе о геологической сукцессии я исходил из того положения, что каждая группа вообще обнаруживает очень сильную дивергенцию в признаках в течение продолжительного процесса модификации и пытался показать, почему более древние формы жизни часто обладают признаками, до некоторой степени переходными между ныне существующими группами. Так как лишь немногие древние и промежуточные формы оставили до настоящего времени маломодифицированных потомков, то последние образуют так называемые соприкасающиеся и аберрантные виды. Чем сильнее уклоняется какая-либо форма, тем больше должно быть количество форм, связывающих ее с другими, вымерших и совершенно утратившихся. У нас есть некоторое доказательство того, что аберрантные группы сильно вымирали, потому что они почти всегда представлены крайне немногими видами; и к тому же такие виды обычно очень сильно разнятся друг от друга, что в свою очередь указывает на вымирание. Например, роды Ornithorhynchus и Lepidosiren были бы не менее аберрантными, если бы они были представлены дюжиной видов, а не одним, двумя или тремя, как это имеет место в настоящее время. Я думаю, мы можем объяснить этот факт, только рассматривая уклоняющиеся группы как формы, побежденные более одаренными соперниками и еще сохранившие в исключительно благоприятных условиях своих немногих представителей.

М-р Уотерхаус (Waterhouse) заметил, что если один из членов какой-

либо группы животных представляет родство с совершенно другой группой, то в большинстве случаев это родство общее, а не специальное: так, согласно м-ру Уотерхаусу, из всех грызунов вискаша наиболее близка к сумчатым; но ее точки соприкосновения с этим отрядом, ее связи — общие, т. е. нет такого вида сумчатых, к которому она была бы ближе, чем к другому. Так как эти черты родства рассматриваются как реальные, а не просто адаптивные, то они, в соответствии с нашими взглядами, должны быть унаследованы от общего предка. Поэтому мы должны предположить: либо все грызуны, и в том числе вискаша, отделились от какой-либо древней сумчатой формы, которая, естественно, должна была быть более или менее промежуточной по своим признакам по отношению ко всем ныне существующим сумчатым, либо же грызуны и сумчатые произошли от общего предка, и обе группы с тех пор претерпели большую модификацию в дивергентных направлениях. Придерживаясь любого из этих взглядов, мы должны предположить, что вискаша сохранила путем наследственности больше признаков своего древнего предка, чем другие грызуны; поэтому она не связана специально с каким-либо из современных сумчатых, но косвенно связана со всеми или почти со всеми сумчатыми, сохранив отчасти признаки их общего предка или какого-либо из древнейших членов группы. С другой стороны, как замечает м-р Уотерхаус, из всех сумчатых Phascolomys наиболее похож не на какой-либо отдельный вид, а вообще на весь отряд грызунов. Но в этом случае можно с большим правом предполагать, что это сходство только аналогичное, указывающее на то, что Phascolomys адаптировался к образу жизни, сходному с образом жизни грызунов. Декандоль старший произвел приблизительно подобные же наблюдения относительно природы родства между различными семействами растений.

На основании принципов размножения и постепенной дивергенции признаков у видов, происшедших от общего предка, наряду с сохранением у них путем наследственности некоторых общих признаков, мы можем понять, как исключительно сложно и многосторонне родство, связывающее всех членов одного и того же семейства или еще более обширной группы. Общий предок всего семейства, теперь разбившегося вследствие вымирания на различные группы и подгруппы, должен был передать некоторые из своих признаков, модифицированных в разном направлении и в разной степени, всем видам, и потому последние должны быть связаны друг с другом окольными линиями родства, имеющими различное протяжение (как это видно на диаграмме, на которую мы так часто ссылались) и восходящими к многочисленным предкам. Так как показать кровное родство между многочисленными потомками какой-нибудь древней знатной семьи трудно даже при помощи генеалогического древа, а без него почти невозможно, то легко понять те необычайные трудности, с которыми сталкивается натуралист при описании без помощи диаграммы различного родства, усматриваемого между многими современными и вымершими членами одного и того же большого естественного класса.

Вымирание, как мы видели в IV главе, играло важную роль, определяя и расширяя интервалы между различными группами каждого класса.

Таким образом, мы можем объяснить обособленность целых классов друг от друга, например птиц от всех других позвоночных, допущением, что многие древние формы жизни совершенно исчезли, например те, которыми отдаленные предки птиц некогда связывались с отдаленными предками других, в то время менее дифференцированных классов позвоночных. Гораздо меньшим было вымирание форм жизни, некогда связывавших рыб с батрахиями; еще меньшим — в пределах некоторых классов, например среди ракообразных, потому что здесь поразительно различные формы все еще связываются друг с другом длинной и лишь отчасти прерывающейся цепью родства. Вымирание только очертило группы, но никак не создало их, потому что если бы все прежде жившие на земле формы вдруг ожили, было бы совершенно невозможно указать границы отдельных групп, но естественная классификация или по крайней мере естественная группировка была бы возможна. Мы увидим это, обратившись к диаграмме. Пусть буквы от A до L изображают 11 силурийских родов, из которых некоторые дали начало большим группам модифицированных потомков, причем все соединительные звенья главных и второстепенных ветвей все еще остаются в живых, и эти связующие звенья не более тех, которые имеются между ныне существующими разновидностями. В таком случае совершенно невозможно дать такие определения, которыми разные члены разных групп могли бы отличаться от своих более близких предков и потомков. Однако группировка в диаграмме все же должна сохранить свое значение и быть естественной, потому что, согласно принципу наследственности, все формы, происшедшие, например, от A, должны иметь что-нибудь общее. Мы можем отличить у дерева ту или другую ветвь, хотя в месте развилки они сходятся и сливаются друг с другом. Как я сказал, мы не можем резко очертить разные группы, но мы можем указать типы или такие формы, которые соединяют в себе наибольшее количество признаков каждой группы, большой или малой, и это дает нам общее представление о значении различий между ними. Это есть именно то, к чему мы могли бы прийти, если бы нам когда-нибудь удалось собрать все формы известного класса, когда-либо существовавшие во времени и пространстве. Несомненно, нам никогда не удастся собрать такую полную коллекцию, однако в некоторых классах мы приближаемся к этой цели, и Мильн-Эдвардс недавно доказывал в одной интересной статье важное значение изучения типов, независимо от того, можно или нельзя выделить и определить те группы, к которым эти типы принадлежат.

Наконец, мы видели, что естественный отбор, вытекающий из борьбы за существование и почти неизбежно приводящий к вымиранию форм и дивергенции признаков у потомков каждого прародительского вида, объясняет эту важную и общую черту в родстве всех органических существ, именно их расположение группами, субординированными одна другой. Мы принимаем во внимание происхождение, соединяя в один вид особей обоих полов и всех возрастов, хотя у них может быть очень мало общих признаков; мы основываемся на происхождении для классификации хорошо известных разновидностей, как бы сильно ни отличались они от родите-

лей; и я думаю, что общность происхождения и есть та скрытая связь, которую натуралисты разумеют под Естественной системой. Исходя из идеи о естественной системе организмов, поскольку она усовершенствована и построена генеалогически, определяя степени различий, выражаемые терминами «роды, семейства, отряды» и т. д., мы можем понять правила, которыми должны руководствоваться в нашей классификации. Можно также понять, почему значение одних сходств важнее других; почему мы пользуемся рудиментарными и бесполезными органами или другими органами незначительного физиологического значения; почему отыскивая связи между разными группами, мы вообще отбрасываем аналогичные или адаптивные признаки, но пользуемся ими в пределах одной и той же группы. Мы можем легко видеть, почему все ныне живущие и вымершие формы могут быть соединены в небольшое количество крупных классов и почему отдельные члены каждого класса связаны друг с другом в высшей степени сложными и радиально расходящимися линиями родства. По всей вероятности, нам никогда не удастся распутать невероятно запутанную сеть родства между членами какого-нибудь класса; но, имея в виду определенную задачу и не прибегая к какому-то неведомому плану творения, мы можем надеяться на несомненный, хотя и медленный успех.

Проф. Геккель в своей «Generelle Morphologie» и других работах недавно посвятил свои обширные познания и талант изучению того, что он называет филогенией, или линиями родства, связывающими все органические существа. При построении таких [генеалогических] рядов он опирается преимущественно на эмбриологические признаки, но пользуется также гомологичными и рудиментарными органами, равно как и последовательностью периодов, в течение которых различные формы жизни, как думают, впервые появились в разных геологических формациях. Этим он смело сделал большое начинание и показал, каким образом в будущем будет строиться классификация.

Морфология

Мы видели, что члены одного и того же класса, независимо от их образа жизни, сходны между собой по общему плану организации. Это сходство часто выражается термином «единство типа» или указанием на то, что некоторые части и органы у различных видов одного и того же класса гомологичны. Все относящиеся сюда вопросы объединяются под общим термином «Морфология». Последняя представляет собой один из самых интересных отделов естественной истории и, можно почти сказать, составляет ее подлинную душу. Что может быть любопытнее того, что пригодная для хватания рука человека, роющая лапа крота, нога лошади, ласт дельфина и крыло летучей мыши построены по тому же самому образцу и содержат одинаковые кости с одним и тем же относительным расположением? [11]Весьма любопытен и факт, представляющий собой частный случай предыдущего, хотя и не менее поразительный, касающийся строения ног сумчатых: задние ноги кенгуру хорошо приспособлены к прыганию по

открытым равнинам; задние ноги лазящего, питающегося листвой коалы равным образом хорошо приспособлены к охватыванию древесных ветвей; задние ноги роющего землю, питающегося насекомыми и корнями бандикута; задние ноги этих и некоторых других австралийских сумчатых построены по одному и тому же необыкновенному типу, а именно кости второго и третьего пальцев чрезвычайно тонки и облечены общим кожным чехлом, так что похожи на один палец с двумя когтями. Несмотря на сходство строения, очевидно, что задние ноги этих различных животных имеют самое разнообразное назначение, какое только можно себе представить. Но вся эта группа фактов становится еще более поразительной вследствие того, что ноги американских опоссумов, ведущих приблизительно тот же образ жизни, как некоторые из их австралийских сородичей, устроены по обычному плану. Проф. Флауэр, у которого заимствованы эти факты, делает такой вывод: «Мы должны признать это однообразие типа, не вдаваясь в более глубокое объяснение этих явлений», и прибавляет затем: «. . .но нет ли в этом действительного указания на истинное родство, на наследственную передачу от общего предка?».[11]

Жоффруа Сент-Илер решительно настаивал на важном значении относительного положения или соотношения гомологичных частей; они могут до крайности различаться по своей форме и по своим размерам, но всегда соединены одним и тем же неизменным способом. Мы, например, никогда не находим, что кости плеча и предплечья или бедра и голени переместились. Поэтому одни и те же названия можно давать гомологичным костям у весьма различных животных. Тот же самый великий закон мы наблюдаем в устройстве частей рта насекомых; что может быть различнее, как до крайности длинный, спирально закрученный хоботок бражника, своеобразно построенный хоботок пчелы и клопа и большие челюсти жука? И, однако, все эти органы, имеющие весьма различное назначение, образованы путем бесконечных модификаций верхней губы, верхних челюстей и двух пар нижних челюстей. Тот же закон господствует в устройстве частей рта и конечностей ракообразных. То же самое можно сказать и о цветках растений.

Ничто не может быть более безнадежным, как попытка объяснить эту общность строения у членов одного и того же класса с точки зрения полезности или учения о конечных причинах. Безнадежность такой попытки была ясно показана Оуэном в его высшей степени интересной работе «Nature of Limbs». Следуя обычному взгляду о независимом сотворении каждого существа, мы можем только утверждать, что это так: что Творцу угодно было построить всех животных и растения каждого большого класса по единому плану; но это — не научное объяснение.

Очень простое объяснение дается теорией отбора последовательных слабых модификаций, из которых каждая до известной степени полезна модифицированной форме, но часто обусловливается корреляцией с другими частями организации. При изменениях подобного рода лишь в очень слабой степени или совсем не обнаруживается наклонность к нарушению первоначального плана или к перемещению частей. Кости конечности могут до известной степени стать короче и площе, одеваясь в то же время бо-

лее толстым покровом, и служить плавником; или же у снабженной перепонкой передней конечности все или некоторые кости могут до известной степени удлиняться, связывающая их перепонка может увеличиться и конечность может стать крылом; но все эти модификации основного плана не склонны изменить строения костей или соотношения частей. Если мы предположим. что у очень древнего предка — архетипа, как его можно назвать, всех млекопитающих, птиц и рептилий конечности были построены по ныне существующему общему плану, каково бы ни было их назначение, мы сразу поймем все значение гомологичного строения конечностей во всех классах. Точно так же относительно частей рта насекомых нам нужно только предположить, что их общий предок имел верхнюю губу, верхние челюсти и две пары нижних челюстей, причем, быть может, эти части были очень простого строения; в таком случае естественный отбор объяснит нам все бесконечное многообразие в строении и функциях частей рта насекомых. Однако понятно, что основной план строения органа может быть до того скрытым, что совсем исчезнет либо вследствие недоразвития, либо вследствие полной редукции некоторых частей, слияния других, удвоения и вообще увеличения числа третьих — изменения, которые, как мы знаем, находятся в пределах возможности. В плавниках гигантских вымерших морских ящериц и в частях рта некоторых сосущих ракообразных основной план кажется вследствие этого несколько затемненным.

Есть еще один любопытный вопрос, относящийся сюда же, а именно сериальные гомологии, т. е. сравнение разных частей или органов одной и той же особи, а не одних и тех же частей или органов у разных членов одного и того же класса. Большинство физиологов думают, что кости черепа гомологичны, т. е. соответствуют по числу и относительному расположению основным частям некоторого количества позвонков. Передние и задние конечности у всех высших классов позвоночных совершенно гомологичны. Точно так же гомологичны удивительно сложные челюсти и конечности ракообразных. Почти каждому известно, что в цветке относительное положение чашелистиков, лепестков, тычинок и пестиков, равно как и подробности их строения, можно понять только принимая, что они состоят из расположенных по спирали метаморфизированных листьев. У уродливых растений мы часто находим прямое указание на возможность превращения одного органа в другой; и мы можем действительно наблюдать на ранних, или эмбриональных, стадиях развития цветков, а также ракообразных и других животных, что органы, становящиеся крайне различными по мере развития, первоначально совершенно сходны.

До чего необъяснимы случаи сериальных гомологий с обычной точки зрения теории творения! Почему головной мозг заключен в коробку, составленную из столь многочисленных и столь своеобразных по форме костей, по-видимому, представляющих собой позвонки? По замечанию Оуэна, польза, происходящая от известной подвижности отдельных костей при родовом акте у млекопитающих, никак не объясняет того же строения черепа у птиц и рептилий. Почему одни и те же кости, сотворенные для построения крыла и задней конечности летучей мыши, применяются

со столь различным назначением, как летание и хождение. Почему ракообразное с крайне сложным строением многочисленных ротовых частей вместе с тем имеет всегда меньше ног, и обратно, те, у которых много ног, имеют более простое устройство частей рта? Почему чашелистики, лепестки, тычинки и пестики в каждом цветке, хотя и приспособлены для выполнения совершенно различных функций, построены по одному и тому же плану?

Теория естественного отбора позволяет нам до известной степени ответить на эти вопросы. [12]Нам нет надобности рассматривать здесь, каким образом тело некоторых животных сначала разделилось на ряд сегментов или как у них образовалась правая и левая стороны с соответствующими органами, потому что такие вопросы почти выходят из области исследования. Однако вероятно, что в некоторых случаях метамерное строение возникает в результате увеличения числа клеток при делении, что в свою очередь обусловливает умножение частей, развивающихся из таких клеток. Для нас достаточно знать, что неограниченное повторение одних и тех же частей или органов, по замечанию Оуэна, характеризует все низшие, или мало специализированные формы; поэтому неизвестный предок Vertebrata, вероятно, имел много позвонков, неизвестный предок Articulata — много сегментов и неизвестный предок цветковых растений — много листьев, расположенных по одной или более спиралей.[12] Мы уже видели также, что части, повторяющиеся несколько раз, весьма склонны изменяться не только в числе, но и в форме. Следовательно, такие части, существуя уже в значительном числе и будучи весьма изменчивы, естественно, представляли собой материал для адаптации с весьма разнообразным назначением; однако вообще они должны были сохранять, в силу наследственности, очевидные следы их первоначального или основного сходства. И они могли сохранять это сходство тем более, что вариации, которые составляли основание для их последующей модификации посредством естественного отбора, с самого начала имели склонность быть сходными, так как эти части на ранних стадиях развития были сходны и находились приблизительно в одинаковых условиях. Такие части, модифицированные более или менее, но не утратившие еще следов своего общего происхождения, и стали частями сериально гомологичными.

В обширном классе моллюсков, несмотря на существование гомологичных частей у разных видов, можно указать только немногие примеры сериальных гомологий, каковы, например, части раковины хитонов; иначе говоря, мы лишь в редких случаях можем сказать, что одна часть гомологична другой у той же самой особи. И нам это понятно, потому что среди моллюсков, даже у низших представителей класса, мы совсем не находим такого неограниченного повторения какой-либо части, какое мы встречаем в других больших группах животного и растительного царства.

[13]Но задачи морфологии гораздо сложнее, чем кажется на первый взгляд, как это наглядно показал недавно м-р Э. Рей Ланкестер (E. Ray Lankester) в своей замечательной статье, где им указаны существенные различия между некоторыми категориями случаев, до тех пор одинаково считавшихся натуралистами за гомологичные. Он предлагает назвать

гомогеничными части, сходные у разных животных, вследствие происхождения последних от общего предка, и *гомопластичными* — сходства, которые нельзя объяснить таким образом. Например, он думает, что сердце птиц и млекопитающих вполне гомогенично, так как унаследовано от общего предка, но что четыре полости сердца в обоих классах — гомопластичны, т. е. развились независимо. М-р Ланкестер указывает далее на близкое сходство частей правой и левой сторон тела животного и следующих друг за другом сегментов одной и той же особи; мы имеем в них пример таких частей, которые обычно называют гомологичными, но которые не имеют отношения к происхождению разных видов от общего предка. Гомопластичные особенности строения те же самые, которые я сгруппировал, хотя и весьма несовершенно, под названием аналогичных модификаций, или сходств. Их образование должно быть приписано аналогичным изменениям отчасти различных организмов, отчасти различных частей одного и того же организма; наконец, отчасти они объясняются сходными модификациями, сохраненными для одного и того же назначения или функции, чему были приведены многочисленные примеры.[13]

Натуралисты часто говорят, что череп состоит из метаморфизированных позвонков, челюсти краба представляют собой метаморфизированные конечности, тычинки и пестики цветков — метаморфизированные листья; но, по замечанию проф. Хаксли, в большинстве случаев было бы точнее говорить о черепе и позвонках, о челюстях и конечностях как происшедших не путем преобразования друг в друга, каковы они теперь, но из более простого общего зачатка. Однако большинство натуралистов употребляют это выражение только в метафорическом смысле: они далеки от мысли, что в течение длинного хода развития какой-нибудь первоначальный орган — позвонки в одном случае, конечности в другом — действительно преобразовался в череп или в челюсти. Но сходство с подобным процессом так велико, что натуралисты не могут воздержаться от выражений, прямое значение которых именно таково. Согласно же высказанным здесь взглядам, такие выражения надо употреблять в буквальном смысле; и тогда отчасти находит себе объяснение такой замечательный факт, как например сохранение в челюстях краба многочисленных признаков, удержавшихся, вероятно, благодаря наследственности, — если только этот орган действительно был преобразован из настоящих, хотя до крайности простых конечностей.

Развитие и эмбриология

[14]Это один из наиболее важных отделов во всей естественной истории. Метаморфоз насекомых, столь хорошо известный каждому из нас, обыкновенно совершается резкими и немногочисленными стадиями, но в действительности превращения многочисленны и градуальны, хотя и скрыты. Однако подёнка (Chlöeon) линяет в продолжение своего развития, как показал сэр Дж. Лаббок, около 20 раз и каждый раз претерпевает известные преобразования; в этом случае мы видим действие метаморфоза,

протекающего в его простейшей и градуальной форме. Многие насекомые, и в особенности некоторые ракообразные, служат примером того, какие удивительные преобразования в строении происходят во время развития. Но своего высшего пункта эти преобразования достигают в так называемом чередовании поколений у некоторых низших животных. Таков, например, тот удивительный факт, что нежно ветвящийся коралл, усеянный полипами и прикрепленный к подводной морской скале, образует сначала почкованием, а затем поперечным делением множество крупных плавающих медуз; последние производят яйца, развивающиеся в плавающих личинок, которые прикрепляются к камням и развиваются снова в ветвящиеся кораллы, и так далее, в бесконечном повторении. Процессы чередования поколений и обыкновенного метаморфоза по существу идентичны; это мнение нашло себе подтверждение в сделанном Вагнером открытии, что червеобразные личинки одной мухи, именно Cecidomyia, бесполым путем производят других личинок, которые и развиваются, наконец, в половозрелых самцов и самок, размножающихся уже обычным способом при помощи яйца.

Заслуживает упоминания, что мне, когда замечательное открытие Вагнера стало впервые известным, был задан вопрос, каким образом можно объяснить, что личинки этой мухи приобрели способность бесполого размножения. Пока этот случай оставался единственным, никакого ответа нельзя было дать. Но затем Гримм (Grimm) показал, что другое двукрылое, Chironomus, размножается почти так же, и высказал мнение, что эти случаи довольно часты в отряде двукрылых. У Chironomus указанной способностью обладают куколки, а не личинки, и Гримм замечает, что этот случай до известной степени «соединяет размножение Cecidomyia с партеногенезом Coccidae»; термин «партеногенез» выражает, что половозрелые самки Coccidae могут производить способные к развитию яйца без участия самцов. В настоящее время нам известно, что животные разных классов обладают способностью размножаться в необыкновенно раннем возрасте, и стоит только допустить, что партеногенетическое размножение переносится посредством градуальных шагов на все более и более ранний возраст, — Chironomus является почти в точности промежуточной стадией, т. е. стадией куколки,— и мы, быть может, найдем объяснение замечательному случаю с Cecidomyia.[14]

Мы уже указывали, что разные части одной и той же особи, вполне сходные в раннем эмбриональном периоде, становятся совершенно различными с совершенно различным назначением во взрослом состоянии. Точно так же было указано, что вообще зародыши самых различных видов одного и того же класса весьма сходны, но, достигнув полного развития, различаются весьма сильно. В доказательство последнего нельзя привести ничего лучшего, как слова фон Бэра: «Зародыши млекопитающих, птиц, ящериц и змей, а вероятно, также и черепах в высшей степени сходны между собой на самых ранних стадиях как в целом, так и по способу развития отдельных частей; это сходство на самом деле так велико, что часто мы можем различить зародыши только по их размерам. [15]У меня в спирту сохраняются два маленьких зародыша, которые я забыл пометить, и

теперь я совершенно не в состоянии сказать, к какому классу они принадлежат. Может быть, это ящерицы, может быть — маленькие птицы, а может быть — и очень маленькие млекопитающие, до того велико сходство в устройстве головы и туловища у этих животных. Конечностей, впрочем, у этих зародышей еще нет. Но если бы даже они и были на самых ранних стадиях своего развития, то и тогда мы ничего не узнали бы, потому что ноги ящериц и млекопитающих, крылья и ноги птиц, а также руки и ноги человека развиваются из одной и той же основной формы».[15] Личинки большинства ракообразных на соответствующих стадиях развития очень похожи друг на друга, как бы ни были различны взрослые животные, и то же наблюдается у очень многих других животных. Следы закона эмбрионального сходства иногда сохраняются до относительно позднего возраста; так, молодые птицы одного и того же рода и близких родов часто похожи друг на друга по оперению, что, например, мы видим в пятнистом наряде молодых птиц из группы дроздов. В семействе кошек большинство видов во взрослом состоянии пятнисты или полосаты, и полосы или пятна можно хорошо различить у детенышей льва и пумы. Иногда, хотя и редко, нечто подобное наблюдается и у растений; так, первые листья у Ulex, или дрока, и у акаций с филлодиями перисты или разделены, подобно обыкновенным листьям бобовых.

Особенности организации, по которым зародыши весьма различных животных одного и того же класса сходны между собой, часто не имеют прямого отношения к условиям существования. Мы не можем, например, думать, что образование у зародышей позвоночных артериальных дуг в области жаберных щелей связано со сходными условиями и у млекопитающего, питающегося в утробе матери, и в яйце птицы, насиживаемом в гнезде, и в икре лягушки в воде. Предполагать такую связь мы можем не с большим основанием, чем думать, что сходные кости в руке человека, крыле летучей мыши и плавнике дельфина связаны со сходными условиями жизни. Никто не предполагает, что полосы львенка или пятна птенца черного дрозда приносят какую-нибудь пользу этим животным.

Но совсем другое дело, если животное в течение какой-либо части своего эмбрионального развития активно и должно заботиться о себе. Период активности может наступить раньше или позднее в жизни, но когда бы он ни наступал, адаптация личинок к условиям их жизни так же совершенна и превосходна, как и у взрослого животного. До какой степени это доходит, недавно было ясно показано сэром Дж. Лаббоком в его заметках о близком сходстве личинок некоторых насекомых из самых различных отрядов и несходстве личинок других насекомых одного и того же отряда в соответствии с их образом жизни. Благодаря подобным адаптациям, и сходство личинок близких животных иногда бывает весьма затемнено, особенно в тех случаях, когда на разных стадиях развития возникает разделение труда, например, если одна и та же личинка в известной стадии занимается разыскиванием корма, а в другой — поисками места для прикрепления. Можно даже указать случаи, когда личинки близких видов или групп видов отличаются друг от друга более, чем взрослые животные. Но в большинстве случаев личинки, хотя и активные, более или

менее подчинены закону общего эмбрионального сходства. Усоногие раки представляют хороший пример этого; даже знаменитый Кювье не подозревал, что морская уточка относится к ракообразным; но достаточно взглянуть на личинку, чтобы убедиться в этом. Даже два главных подразделения усоногих, стебельчатые и сидячие, как ни сильно разнятся они по своему наружному виду, имеют личинки, едва различимые на любой стадии их развития.

Во время эмбрионального развития организация зародыша обыкновенно повышается: я употребляю это выражение, хотя знаю, что едва ли возможно определить ясно, что разумеется под более высокой или более низкой организацией. Тем не менее, по всей вероятности, никто не станет оспаривать, что бабочка по своей организации выше гусеницы. В некоторых случаях, однако, как например у некоторых паразитических ракообразных, взрослое животное можно рассматривать как стоящее ниже личинки. Возвратимся еще раз к усоногим. В первой стадии их личинки снабжены тремя парами локомоторных органов, имеют один простой глаз и хоботообразный рот, с помощью которого они усиленно питаются и так значительно увеличиваются в размерах. На второй стадии, соответствующей куколке бабочек, у них имеется шесть пар прекрасно устроенных плавательных ножек, пара великолепных сложных глаз и до крайности сложные щупальца; но у них закрытый несовершенный рот, и они не могут питаться; на этой стадии их задачей является разыскать при помощи хорошо развитых органов чувств и достичь, благодаря способности активно плавать, удобного места для прикрепления, где они и подвергнутся окончательному метаморфозу. Когда он закончен, рачки прикрепляются на всю жизнь; их конечности теперь преобразуются в органы хватания; рот опять становится хорошо устроенным, но щупальцев нет, а оба глаза снова преобразуются в небольшое одиночное простое глазное пятно. На этой последней, законченной стадии усоногого рака можно считать и выше, и ниже организованным по сравнению с личиночным состоянием. Но у некоторых родов личинки развиваются в гермафродитные особи обыкновенного строения и в то, что я назвал дополнительными самцами; у последних развитие несомненно регрессировало, потому что такой самец представляет собой просто мешок, существующий короткое время и лишенный рта, желудка и всех других важных органов, кроме органов воспроизведения.

Мы до того привыкли к разнице в строении между зародышем и взрослым животным, что пытаемся поставить эту разницу в некоторую обязательную зависимость от роста. Однако нет никакого основания к тому, например, чтобы крыло летучей мыши или плавник дельфина не были намечены во всех своих частях и в соответствующих пропорциях, как только какая-нибудь часть станет видимой. Это действительно бывает как в целых группах, так и у некоторых членов других групп, причем зародыш ни на одной своей стадии не отличается значительно от взрослого животного; так, относительно каракатицы Оуэн заметил: «здесь нет метаморфоза, признаки головоногого моллюска выражены задолго до того, как все части зародыша успеют сформироваться». [16]Наземные улитки и пресно-

водные ракообразные рождаются с их характерной формой, тогда как морские виды тех же двух больших классов проходят во время своего развития через существенные и нередко крупные преобразования. Пауки также почти не подвергаются метаморфозу.[16] Личинки большинства насекомых проходят через червеобразную стадию, независимо от того, будут ли они активны и приспособлены к разнообразным условиям или неактивны из-за обитания в надлежащей питательной среде или из-за выкармливания их своими родителями; но в некоторых случаях, как например у травяных тлей, если мы посмотрим на великолепные рисунки развития этих насекомых, сделанные проф. Хаксли, то едва ли подметим какой-либо след червеобразной стадии.

[17]Иногда выпадают только более ранние стадии развития. Так, Фриц Мюллер сделал замечательное открытие, что некоторые сходные с креветкой ракообразные (близкие к Penoeus) сначала появляются в простой форме nauplius, затем проходят две или более стадии Zoëa, потом стадию mysis и, наконец, приобретают строение взрослого; во всем обширном отряде Malacostraca, к которому принадлежат эти ракообразные, нет другого члена группы, который появлялся бы в стадии nauplius, хотя многие появляются в форме Zoëa; тем не менее Мюллер приводит основания в пользу своего взгляда, что если бы в этих случаях развитие не было подавлено, то все эти ракообразные появлялись бы в форме nauplius.[17]

Как мы можем объяснить различные факты эмбриологии, а именно весьма распространенное, хотя не всеобщее, различие в строении зародыша и взрослого животного; сходство на ранних стадиях развития разных частей одного и того же зародыша, которые в конце концов становятся весьма несходными и с разнообразным назначением; общее, хотя и не обязательное, сходство между эмбрионами или личинками наиболее различных видов одного и того же класса; наличие нередко у зародышей, находящихся в яйце или матке, таких особенностей строения, которые не приносят ему пользы ни на этой, ни на последующих стадиях жизни; совершенная адаптированность к окружающим условиям личинок, предоставленных собственным силам; и, наконец, тот факт, что некоторые личинки стоят выше по организации взрослого животного, в которое они разовьются. Я думаю, что все эти факты объясняются следующим образом.

Уродства сказываются на зародыше в очень раннем периоде; слабые вариации или индивидуальные различия необходимо должны появляться в столь же раннем периоде. У нас мало данных в этом отношении, но имеющиеся ясно приводят к иному заключению; известно, что животноводы, разводящие рогатый скот, лошадей и различных улучшенных животных, не могут точно сказать, пока не пройдет некоторое время после рождения детеныша, какими достоинствами или недостатками он обладает. То же самое мы видим на наших детях, потому что мы не можем сказать, будет ли ребенок высокого роста или низкого и какие у него будут черты лица. Вопрос заключается не в том, в какой период жизни вызывается каждая вариация, а в том, в какой период обнаруживаются ее результаты. Причина может подействовать и, я думаю, часто действует на одного или обоих

родителей еще до акта размножения.[18] Следует упомянуть, что для очень молодого животного, пока оно остается в яйце или матке матери либо кормится и охраняется своими родителями, совершенно несущественно, приобретает ли оно большинство своих признаков немного ранее или позднее. Так, например, для птицы, добывающей корм очень искривленным клювом, не имеет никакого значения, есть ли такой клюв у птенца, пока последний выкармливается родителями.[18a]

В I главе я утверждал, что в каком бы возрасте вариация не появилась впервые у родителей, она склонна появиться вновь в соответствующем возрасте и у потомства. Некоторые вариации могут появиться только в соответствующем возрасте; например, особые черты на стадии гусеницы, куколки и имаго у шелкопряда или вполне развитые рога рогатого скота. Но и те вариации, которые, насколько мы можем судить, могли бы появиться раньше или позднее, равным образом склонны вновь появиться в соответствующем возрасте у потомства и у родителей. Я далек от мысли, что так бывает постоянно, и мог бы привести несколько исключений, когда вариации (понимая это слово в самом широком смысле) у детеныша появились в более раннем возрасте, чем у родителя.

Эти два принципа, а именно, что слабые вариации обыкновенно появляются не в самом раннем возрасте и наследуются в соответствующем же, не раннем возрасте, как я думаю, объясняют все перечисленные выше основные эмбриологические факты. Но познакомимся сначала с несколькими аналогичными случаями у наших домашних разновидностей. Некоторые авторы, писавшие о собаках, утверждают, что борзая и бульдог, хотя и сильно различаются, в действительности представляют собой очень близкие разновидности, происшедшие от одного и того же дикого предка; вследствие этого меня весьма интересовало, насколько их щенки разнятся между собой, и я узнал от лиц, разводящих собак, что щенки этих пород разнятся между собой настолько же, насколько и взрослые собаки; судя на глаз, это, по-видимому, справедливо, но, промерив старых собак и их шестидневных щенков, я нашел, что щенки не обладают всей суммой относительных различий взрослых. Точно так же мне говорили, что жеребята ломовой и скаковой лошади, т. е. двух пород, выведенных всецело путем отбора при доместикации, разнятся между собой настолько же, насколько и взрослые особи; но, тщательно промерив кобыл и трехдневных жеребят скаковой и ломовой лошади, я нашел, что это совершенно не соответствует действительности.

Имея решительные доказательства того, что все породы голубей произошли от одного дикого вида, я занялся сравнением их птенцов спустя 12 часов по вылуплении; я тщательно промерил пропорции (но не привожу здесь подробностей) клюва, разреза рта, длины ноздрей и век, величины пальцев и длины всей ноги как у дикого прародительского вида, так и у дутыша, павлиньего, римского, польского голубя, почтового и турмана. Некоторые из этих птиц во взрослом состоянии столь значительно разнятся друг от друга по длине и форме клюва, а также по другим признакам, что если бы они были найдены в диком состоянии, то их, конечно, отнесли бы к разным родам. Но, поместив птенцов этих

различных пород в один ряд, мы видим, что, хотя большинство из них можно узнать, однако относительная разница в вышеуказанных частях несравненно меньше, нежели у взрослых птиц. Некоторые характерные черты различия, например в разрезе рта, едва могут быть замечены у птенцов. Но из этого правила существует одно замечательное исключение, именно: птенцы короткоклювого турмана отличаются от птенцов дикого скалистого голубя и других пород настолько же, насколько разнятся между собой взрослые птицы.

Эти факты находят себе объяснение в вышеприведенных двух принципах. Любители отбирают собак, лошадей, голубей и пр. для выведения особых пород, когда животные уже достигли почти полного развития: им все равно, приобретаются ли желательные качества ранее или позднее, только бы они были у взрослого животного. И приведенные примеры, особенно взятые из наблюдений над голубями, доказывают, что характерные отличия, накопленные отбором человека и обусловливающие ценность пород, появляются не очень рано и передаются наследственно в соответствующем не очень раннем возрасте. Но пример короткоклювого турмана, который обладает характерными признаками спустя всего 12 часов по вылуплении, доказывает, что это не есть общее правило; в этом случае характерные отличия либо появились раньше, чем обычно, либо, если этого нет, то эти отличия передались по наследству не в соответствующем, но в более раннем возрасте.

Попробуем теперь приложить эти два принципа к видам в естественных условиях. Возьмем группу птиц, происшедших от некоторой древней формы и модифицированных посредством естественного отбора применительно к разному образу жизни. Так как многочисленные слабые последовательные вариации появились у разных видов не в раннем возрасте и передались по наследству в соответствующем возрасте, то молодые оказались очень мало модифицированными и должны быть похожи друг на друга гораздо более, чем взрослые,— как раз то, что мы видели на птенцах голубей. Этот взгляд мы можем распространить и на весьма различные органы и на целые классы. Передние конечности, например, которые у отдаленного предка служили в качестве ног, путем продолжительных модификаций могли сделаться адаптированными у одних потомков к действию в качестве руки, у других — ласта, у третьих — крыла; но на основании двух вышеуказанных принципов передние конечности зародышей этих разных форм не должны быть сильно модифицированными, хотя в каждой форме передняя конечность весьма отлична во взрослом состоянии. Каково бы ни было влияние продолжительного употребления или неупотребления на модификацию конечностей или других частей какого-либо вида, предпочтительно или исключительно оно должно сказаться только в совершенно взрослом состоянии, когда организм будет пользоваться всеми своими силами для поддержания своего существования; и результаты этого могут передаться потомкам в соответствующем зрелом же возрасте. Таким образом, молодое животное или вовсе не будет модифицировано, или будет модифицировано лишь в слабой степени под влиянием возрастающего употребления или неупотребления частей.

У некоторых животных последовательные вариации могут наступать в очень раннем периоде или эти ступени могут передаваться по наследству в более раннем возрасте, чем появились впервые. И в этом, и в другом случае молодое животное или зародыш будут близко походить на взрослую родительскую форму, как это мы видим у коротноклювого турмана. Такой ход развития является правилом для некоторых групп в целом или только для некоторых подразделений групп, как например для головоногих и наземных моллюсков, пресноводных ракообразных, пауков и некоторых членов большого класса насекомых. Что касается основной причины, почему в этих группах народившиеся особи не претерпевают метаморфоза, мы можем объяснить это следующими обстоятельствами; молодая особь уже в очень раннем возрасте предоставляется собственным силам и ведет тот же самый образ жизни, как и ее родители; конечно, в этом случае для существования молодых особей, безусловно, необходимо, чтобы они были модифицированными так же, как их родители. Что же касается того странного факта, что многие наземные и пресноводные животные не претерпевают метаморфоза, тогда как морские представители тех же групп проходят через различные превращения, то Фриц Мюллер высказал следующее предположение: процесс медленной модификации и адаптации животного к жизни на суше или в пресной воде вместо моря значительно упрощался бы тем, что при этом животные не проходили бы через личиночную стадию; действительно, было бы совершенно невероятно, чтобы места, пригодные как для личиночной, так и для взрослой стадии, при совершенно новом образе их жизни были бы всегда не заняты или плохо заняты другими организмами.[19] В этом случае естественный отбор благоприятствовал бы постепенному приобретению взрослых черт во все более и более раннем периоде, и в конце концов все следы прежнего метаморфоза были бы утрачены.

Если же, с другой стороны, молодому животному было полезно вести образ жизни, несколько отличающийся от образа жизни родительской формы, и, следовательно, несколько отличаться по строению, или если личинке, уже отличающейся от родителей, было полезно подвергнуться дальнейшему преобразованию, то, по принципу наследственной передачи в соответствующем возрасте, молодь или личинки под действием естественного отбора могут становиться все более и более отличными от своих родителей до любого мыслимого предела.[19] Таким образом, различия у личинок могут быть связаны с последовательными стадиями их развития, и личинка на первой стадии может очень сильно отличаться от личинки во второй стадии, что действительно наблюдается у многих животных. Взрослые животные могут сделаться приспособленными для сидячего образа жизни или такого, при котором органы передвижения, чувств и т. д. становятся бесполезными; в этом случае метаморфоз будет регрессивным.

[20]Из сделанных замечаний можно заключить, каким образом путем изменений в строении молодых особей в соответствии с изменением образа жизни и унаследования в соответствующих возрастах животные могут проходить через стадии развития, совершенно отличающиеся от перво-

начального состояния их взрослых прародителей. Большинство наших выдающихся авторитетов в настоящее время убеждено, что различные личиночные и куколочные стадии насекомых достигнуты путем адаптации, а не путем унаследования от какой-нибудь древней формы. Любопытный случай Sitaris, жука, проходящего некоторые необычные стадии развития, служит хорошей иллюстрацией того, как это могло произойти. Первая личиночная форма описана г-ном Фабром (Fabre) как небольшое подвижное насекомое, снабженное шестью ножками, двумя длинными сяжками и четырьмя глазами. Эти личинки выводятся в гнездах пчёл, и когда трутни весной выползают из норок, что они делают раньше самок, личинки забираются на них, а потом во время спариванья перебираются на самок. Как только самки отложат яички на поверхности мёда, наполняющего ячейки, личинки Sitaris прыгают на яйца и пожирают их. После этого они претерпевают полное преобразование: глаза у них исчезают, ножки и сяжки становятся рудиментарными, и личинки теперь питаются мёдом, становясь вместе с тем более похожими на обыкновенных личинок насекомых; наконец, они претерпевают дальнейшее превращение и в конце концов становятся взрослыми жуками. Ясно, что если бы насекомое, претерпевающее превращения, подобные превращениям Sitaris, сделалось предком целой новой группы насекомых, ход развития этой новой группы был весьма отличен от развития ныне существующих насекомых, и первая личиночная стадия, конечно, не представляла бы прежнего состояния какой-нибудь взрослой древней формы.

С другой стороны, в высшей степени вероятно, что эмбриональные или личиночные стадии многих животных более или менее ясно указывают нам на строение предка всей группы в его взрослом состоянии. В большом классе ракообразных формы, весьма отличающиеся друг от друга, именно сосущие паразиты, усоногие, Entomostraca и даже Malacostraca, появляются сначала в виде науплиусовидных личинок; и так как эти личинки живут и добывают свой корм в открытом море, а не адаптированы к какому-либо особому образу жизни, равно как и в силу других соображений, приведенных Фрицем Мюллером, вероятно, что в некоторый весьма отдаленный период существовало взрослое животное, похожее на науплиуса, которое последовательно и произвело, путем образования нескольких дивергировавших групп потомков, вышеназванные группы ракообразных. Точно так же, основываясь на том, что нам известно о зародышах млекопитающих, птиц, рыб и рептилий, можно считать вероятным, что эти животные представляют собой модифицированных потомков общего древнего предка, который во взрослом состоянии имел жабры, плавательный пузырь, две пары конечностей в виде плавников и длинный хвост — приспособления к водному образу жизни.[20]

Так как все органические существа, которые когда-либо жили, вымершие и современные, могут быть разделены на небольшое число больших классов, и в пределах каждого класса, по нашей теории, связываются между собой тонкими градациями, то наилучшее и единственно возможное расположение, если бы наши коллекции были хотя бы приблизительно полны, было бы генеалогическое; общее происхождение и представ-

ляет собой ту скрытую связь, которую натуралисты пытаются раскрыть, обозначая ее термином «Естественная система». С этой точки зрения мы можем понять, почему в глазах большинства натуралистов строение зародыша имеет для классификации даже большее значение, чем строение взрослого животного.[21] Если две или более группы животных, как бы сильно они ни различались по строению и образу жизни во взрослом состоянии, проходят близко сходные стадии эмбрионального развития, мы можем быть уверены в их происхождении от одной общей прародительской формы и, следовательно, в их близком родстве. Таким образом, общность строения зародыша связана с общностью происхождения; но несходство эмбрионального развития не указывает еще на разное происхождение, потому что в одной из двух групп некоторые стадии развития могут быть подавлены или же настолько модифицированы вследствие адаптации к новым условиям жизни, что становятся неузнаваемыми. Даже в таких группах, в которых взрослые формы были до крайности модифицированы, общность происхождения часто обнаруживается в строении личинок; мы видели, например, что принадлежность усоногих, несмотря на их внешнее сходство с моллюсками, к большому классу ракообразных может быть сразу установлена по их личинкам. Так как зародыш часто указывает нам более или менее полно на строение мало модифицированного отдаленного предка группы, то мы можем понять, почему древние вымершие формы так часто похожи в их взрослом состоянии на зародышей ныне живущих видов того же самого класса. Агассиц думает, что это общий закон природы, и мы можем надеяться, что когда-нибудь истинность этого закона будет доказана. Однако истинность этого закона может быть доказана только для тех случаев, когда древнее строение предка группы не вполне изглажено,— последовательными ли вариациями, появляющимися в очень раннем периоде развития, или унаследованием таких вариаций в более раннем возрасте, чем они появились первоначально. Следует также принять во внимание, что указанный закон действительно существует, но так как геологическая летопись не простирается достаточно далеко назад во времени, то он надолго и даже навсегда может остаться недоказанным. [22]Закон этот не вполне приложим в тех случаях, когда древняя форма в своем личиночном состоянии оказалась адаптированной к какому-либо особому образу жизни и передала это личиночное состояние всей группе потомков, потому что такие личинки не обладают сходством с какой-то еще более отдаленной формой в ее взрослом состоянии.[22]

Таковы, как мне кажется, руководящие факты эмбриологии, которые, не уступая в своем значении никаким другим фактам, объясняются с точки зрения того принципа, что вариации у многочисленных потомков какого-то одного отдаленного предка появляются в не очень раннем периоде жизни и передаются по наследству в соответствующем периоде. Интерес к эмбриологии значительно повысится, если мы будем видеть в зародыше более или менее затемненный образ общего предка (во взрослом или в личиночном его состоянии) всех членов одного и того же большого класса.

Рудиментарные, атрофированные и абортивные органы

Органы или части организма в этом странном состоянии, всецело обнаруживающем их бесполезность, весьма обычны и даже имеют всеобщее распространение повсюду в природе. [23]Невозможно назвать какое-либо из высших животных, у которого та или другая часть не была бы в рудиментарном состоянии.[23] У млекопитающих, например, самцы имеют рудиментарные млечные железы; у змей рудиментарна одна доля легких; у птиц «крылышко» можно с уверенностью рассматривать как рудиментарный палец, а у некоторых видов и все крыло до того рудиментарно, что не может служить для летания. Что может быть любопытнее присутствия зубов у зародышей китов, которые во взрослом состоянии совсем не имеют зубов, или присутствия никогда не прорезывающихся зубов в верхней челюсти неродившегося еще теленка.[24]

Рудиментарные органы ясно и различными путями обнаруживают свое происхождение и значение. Так, существуют жуки близких видов или даже принадлежащие к одному и тому же виду, из которых одни имеют большие, вполне развитые крылья, тогда как у других крылья представлены только рудиментами перепонок, нередко лежащими под сросшимися надкрыльями; в этих случаях невозможно сомневаться, что эти зачатки представляют собой крылья. Рудиментарные органы иногда сохраняют свою потенциальную способность; так, случается, что млечные железы у самцов млекопитающих бывают хорошо развиты и выделяют молоко. Вымя у представителей Bos нормально имеет четыре хорошо развитых и два рудиментарных соска, но последние у наших домашних коров иногда становятся хорошо развитыми и выделяют молоко. Что касается растений, то у разных особей одного и того же вида лепестки бывают иногда то рудиментарны, то хорошо развиты. У некоторых раздельнополых растений Кельрейтер (Kölreuter) нашел, что при скрещивании вида, мужские цветки которого содержат зачаток пестика, с гермафродитным видом, имеющим хорошо развитый пестик, зачаток этого органа у гибрида весьма увеличивается в размере, ясно указывая, что рудиментарный и нормальный пестики в существе своем сходны.[25] Разные части животного могут быть хорошо развиты и в известном смысле быть рудиментарными, потому что бесполезны; так, головастик обыкновенной саламандры, или водяного тритона, как замечает м-р Дж. Г. Луэс (G. H. Lewes), «имеет жабры и живет в воде: но Salamandra atra, живущая высоко в горах, рождает совершенно сформированных детенышей. Это животное никогда не живет в воде. Однако, если мы вскроем беременную самку, то найдем в ней головастиков с изящными перистыми жабрами, и если пустим их в воду, то увидим, что они плавают, подобно головастикам обыкновенной саламандры. Очевидно, что эта водная организация не имеет никакого отношения к будущей жизни животного и не выражает собой ни малейшей адаптации к зародышевому существованию; она связана только с адаптациями предков, повторяя собой фазу в развитии своего предка».[25]

Орган, служащий для двух целей, может стать рудиментарным и даже совершенно недоразвитым для одной, даже более важной цели и остаться

вполне пригодным для другой. Так, у растений функция пестика состоит в том, чтобы проводить пыльцевые трубки к яичку в завязи. Пестик состоит из рыльца, поддерживаемого столбиком; но у некоторых Compositae мужские цветки, следовательно, те, которые не могут быть оплодотворены, имеют зачаточный пестик, не увенчанный рыльцем, тогда как столбик хорошо развит и покрыт, как обычно, волосками, которые служат для того, чтобы вычищать пыльцу из окружающих его и сросшихся в трубку пыльников. Далее, орган может стать рудиментарным для своей специальной функции и употребляться для совершенно другой цели; у некоторых рыб плавательный пузырь является недоразвитым в качестве гидростатического аппарата, но преобразован в зачаточный орган дыхания или легкое. Можно привести много других подобных примеров.

[26]Полезные органы, как бы мало они ни были развиты, не могут считаться рудиментарными, если у нас нет основания думать, что прежде они были больше развиты. Они могут находиться в состоянии зарождения, и им еще предстоит развиваться далее. Рудиментарные органы, с другой стороны, либо совершенно бесполезны, как например зубы, никогда не прорезывающиеся сквозь десну, либо почти бесполезны, как крылья страуса, служащие только парусами. Так как такой орган в своем прежнем состоянии, когда он был еще мало развит, употреблялся еще меньше, чем теперь, он, конечно, не мог раньше развиться путем вариации и естественного отбора, потому что влияние естественного отбора выражается только в сохранении полезных модификаций. Отчасти такие органы сохранились в силу наследственности и связаны с прежним состоянием. Однако часто бывает трудно различить рудиментарные зарождающиеся органы, так как мы только по аналогии можем судить, способен ли орган к дальнейшему развитию, а только в этом случае он и заслуживает названия зарождающегося органа. Органы в таком состоянии встречаются довольно редко, потому что обладающие ими организмы обыкновенно вытесняются их преемниками, обладающими теми же органами в более развитом состоянии, и, следовательно, оказываются давно уже вымершими. Крыло пингвина имеет большое значение, действуя в качестве плавника; следовательно, оно может представлять собой и раннюю стадию образования крыла, хотя я этого не думаю; более вероятно, что это редуцированный орган, модифицированный для новой функции; с другой стороны, крыло киви совершенно бесполезно и действительно рудиментарно. Оуэн считает простые нитевидные конечности Lepidosiren за «зачатки органов, которые достигают полного функционального развития у высших позвоночных»; но, согласно взглядам, защищаемым в последнее время д-ром Гюнтером, по всей вероятности, это остатки, состоящие из сохранившейся оси плавника, утратившей боковые лучи или ветви. Млечные железы утконоса можно рассматривать, по сравнению с выменем коровы, как зарождающийся орган. Яйцевые уздечки некоторых усоногих, которые перестали удерживать яйца и развиты слабо, суть зарождающиеся жабры.[26]

Рудиментарные органы весьма склонны изменяться как в степени своего развития, так и в других отношениях у разных особей одного и того же вида. Точно так же размеры редукции одного и того же органа у очень

близких видов различаются иногда весьма значительно. Последнее хорошо иллюстрируется состоянием крыльев у самок разноусых бабочек одного и того же семейства. Рудиментарные органы могут быть совсем неразвиты, и это объясняет нам полное отсутствие у некоторых животных и растений частей, которые по аналогии мы можем ожидать найти у них и которые иногда появляются у уродливых особей. Так, у большинства Scrophulariaceae пятая тычинка совершенно недоразвита; однако, судя по тому, что зачаток этого органа встречается у многих видов этого семейства, мы можем прийти к заключению, что пятая тычинка когда-то существовала; иногда этот рудимент бывает даже вполне развит, как это изредка можно видеть у львиного зева. При установлении гомологии какой-либо части у разных членов одного и того же класса наиболее обычным или, если поставить себе целью полностью понять взаимоотношения разных частей, наиболее полезным методом является раскрытие рудиментов. Это хорошо показано на данных Оуэном рисунках костей конечностей лошади, быка и носорога.

Весьма важно, что рудиментарные органы, каковы, например, зубы в верхней челюсти китов и жвачных, часто встречаются у зародыша, но потом совершенно исчезают. Я думаю также, можно принять за общее правило, что рудиментарные органы имеют у зародыша относительно бóльшие размеры по сравнению с прилежащими частями, чем у взрослого животного, так что такой орган на этих ранних стадиях развития является менее рудиментарным и может даже совершенно не заслуживать этого названия. На этом основании часто говорят, что рудиментарные органы у взрослого животного сохраняют свое эмбриональное строение.

Я привел руководящие факты относительно рудиментарных органов. Рассмотрение их вызывает удивление, потому что то же самое рассуждение, которое заставляет нас видеть в большинстве органов превосходную адаптацию к известным целям, приводит нас также к заключению, что эти рудиментарные или атрофированные органы несовершенны и бесполезны. В трудах по естественной истории рудиментарные органы обычно рассматриваются как созданные «в целях симметрии» или с тем, чтобы «дополнить схему природы».

[27]Но это не объяснение, а только простая констатация факта. Оно даже заключает внутреннее противоречие: так, у боа-констриктора имеются рудименты задних конечностей и таза, и если сказать, что эти кости удержались здесь «для дополнения схемы природы», то почему, спрашивает проф. Вейсман (Weismann), они не сохранились у других змей, которые не имеют даже следов этих костей?[27] Что бы мы подумали об астрономе, который стал бы утверждать, что спутники планет движутся вокруг них по эллипсам «в целях симметрии», потому что планеты движутся таким образом вокруг солнца? Один выдающийся физиолог объясняет существование рудиментарных органов предположением, что они служат для удаления избытка вещества или вещества, вредного для организма; но допустимо ли, что ничтожный сосочек, который часто представляет собой пестик в мужском цветке и состоит всего лишь из клеточной ткани, может иметь такое значение? Можно ли допустить, что рудиментарные зубы,

позднее рассасывающиеся, благотворны для быстрого роста зародыша теленка вследствие удаления столь драгоценного вещества, как фосфорнокислая известь? После ампутации пальца у человека на его остатке появляется иногда зачаток ногтя, и мы с таким же правом могли бы допустить, что эти следы ногтя развиваются здесь ради выделения рогового вещества, как и в случае образования рудиментарных ногтей на плавниках ламантина.

С точки зрения общности происхождения, сопровождаемого модификацией, происхождение рудиментарных органов объясняется сравнительно просто и дает возможность в значительной степени понять законы, управляющие их несовершенным развитием. Мы имеем много случаев наличия рудиментарных органов у наших домашних форм, например зачатка хвоста у бесхвостых пород, следов ушей у безухих пород овец, появление вновь маленьких, непрочно сидячих рожков у безрогих пород рогатого скота, особенно, как говорит Юатт (Youatt), у молодых особей, наконец, общее состояние всего цветка в цветной капусте. Мы часто видим рудименты разных органов и в случаях уродств, но я сомневаюсь в том, что все эти случаи могли бы объяснить происхождение рудиментарных органов в естественном состоянии и дали бы что-нибудь более, чем простое указание на возможность образования рудиментов; ибо простая очевидность ясно говорит нам, что виды в естественном состоянии не подвергаются большим и резким изменениям. Но изучение наших домашних форм указывает нам, что неупотребление органов ведет к их уменьшению и что результаты неупотребления могут передаваться по наследству.

По-видимому, неупотребление является главным фактором того, что орган становится рудиментарным. Оно может вести дробными ступенями к все большей и большей редукции органа, пока, наконец, он не становится рудиментарным, как например глаза животных, живущих в темных пещерах, и крылья птиц, живущих на океанических островах, так как хищники так редко их преследуют, что им не приходится подниматься на воздух, и они в конце концов совершенно утрачивают способность летать. Далее, орган, полезный при известных условиях, может стать вредным при других, как например крылья жуков, живущих на небольших обвеваемых ветрами островах; в этом случае естественный отбор содействует редукции органа, пока не сделает его безопасным и рудиментарным.

Каждое изменение в строении и функции, совершающееся постепенно, находится во власти естественного отбора; таким образом, орган, сделавшийся вследствие перемен в образе жизни бесполезным или вредным для одной цели, может быть модифицирован и использован для другого назначения. Орган может также сохраниться лишь для одной из его прежних функций. Органы, первоначально сформировавшиеся с помощью естественного отбора, сделавшись бесполезными, могут стать весьма изменчивыми, так как их вариации не встречают более препятствий со стороны естественного отбора.[28] Все это вполне совпадает с тем, что мы видим в естественных условиях.[28] Кроме того, в какой бы период жизни неупотребление или отбор ни привели к редукции органа, — обычно это бывает, когда организм достиг зрелости и полного развития своих способ-

ностей, — принцип унаследования в соответствующем возрасте будет склонен воспроизвести орган в его редуцированном состоянии в том же зрелом возрасте, но редко будет действовать на него в эмбриональном состоянии. Отсюда нам становятся понятными большие по сравнению с прилежащими частями размеры рудиментарных органов у зародыша и их относительно меньшая величина у взрослого животного.[29] Если, например, палец взрослого животного употреблялся все менее и менее в течение многих поколений, в зависимости от некоторых перемен в образе жизни, или если орган или железа функционировали все менее и менее, можно ожидать, что они уменьшатся в размере у взрослых потомков этого животного, но сохранят свои приблизительно нормальные размеры у зародыша.

Остается, однако, следующая трудность. После того как употребление органа прекратилось и в связи с этим он в значительной мере подвергся редукции, в силу каких причин размеры его продолжают и дальше редуцироваться, пока от него не остаются лишь ничтожные следы, и что приводит его в конце концов к полному уничтожению? Вряд ли возможно, что неупотребление может производить какое-либо дальнейшее влияние после того, как орган уже перестал функционировать. Здесь необходимо некоторое дополнительное объяснение, которого я не в состоянии дать. Если бы, например, можно было доказать, что каждая часть организма склонна варьировать более в направлении уменьшения, чем увеличения размеров, тогда мы могли понять, каким образом орган, сделавшийся бесполезным, стал рудиментарным и, наконец, совсем исчез независимо от последствий неупотребления: естественный отбор, конечно, не препятствовал бы далее вариациям, ведущим к уменьшению размеров органа.[29] Разъясненный в одной из предыдущих глав принцип экономии роста, благодаря которому материалы, образующие какой-нибудь орган, в случае его бесполезности для владельца экономятся насколько возможно, быть может, проявляет свое влияние и при рудиментации бесполезного органа.[30] Но этот принцип почти необходимо должен быть ограничен лишь ранними стадиями процесса редукции, потому что мы не можем думать, чтобы, например, небольшой сосочек, представляющий в мужском цветке пестик женского цветка и образованный всего лишь клеточной тканью, мог редуцироваться еще более или даже исчезнуть в целях экономии питания.[30]

Наконец, так как рудиментарные органы, каким бы путем они ни деградировали до своего настоящего бесполезного состояния, служат указанием на более раннее положение вещей и сохранились исключительно вследствие наследственности, мы можем понять, придерживаясь генеалогической классификации, почему систематики, помещая организмы на их надлежащие места в естественной системе, часто находили рудиментарные органы настолько же и иногда даже более полезными, чем органы большого физиологического назначения. Рудиментарные органы можно сравнить с буквами, которые удерживаются в написании слова, но сделались бесполезными в произношении, служа ключом для объяснения происхождения этого слова. С точки зрения общности происхождения, сопровождаемого модификацией, мы можем заключить, что существование рудиментарных, несовершенных, бесполезных и даже совершенно недораз-

витых органов вовсе не представляет такой огромной трудности, какой несомненно она являлась с точки зрения старого учения о творении, и может быть поставлено в полное согласие с изложенными здесь взглядами.

Краткий обзор

Я пытался в этой главе объяснить следующие явления: размещение всех органических существ всех времен по группам, подчиненным друг другу; природу родства, которым все существующие и вымершие организмы связываются сложными, радиально расходящимися и круговыми линиями в несколько обширных классов; правила, которым натуралисты следуют, и трудности, которые они встречают при построении своих классификаций; значение константных и преобладающих признаков, будет ли оно большим или очень малым или будет совершенно отсутствовать, как в случае с рудиментарными органами; полную противоположность аналогичных, или адаптивных, признаков и признаков истинного родства в отношении их значения и другие подобные правила; все они, естественно, следуют из предполагаемой общности происхождения родственных форм, сопровождаемого их модификацией посредством вариации и естественного отбора, с вымиранием и дивергенцией признаков. При этом взгляде на классификацию не следует забывать, что общность происхождения используется в качестве универсального основания при соединении в одну систематическую единицу разных полов, возрастов, диморфных форм и признанных разновидностей одного вида, как сильно ни разнились бы они между собой по строению. Расширив пользование этим основанием общности происхождения, представляющее собой несомненно естественную известную причину сходства органических существ, мы поймем, что разумеется под Естественной системой: это — попытка генеалогической классификации, в которой разные степени приобретенного различия выражаются в терминах: разновидности, виды, роды, семейства, отряды и классы.

С этой же точки зрения об общности происхождения, сопровождаемого модификацией, становится понятным и большинство важных морфологических данных, остановимся ли мы на общем плане строения гомологичных органов у разных видов одного класса, каково бы ни было назначение этих органов, или на сериальной и латеральной гомологии у одной и той же особи животного и растения.

Согласно принципу появления последовательных малых вариаций, не безусловно и не у всех, в очень раннем периоде жизни и наследования их в соответствующем возрасте, мы можем понять ведущие факты эмбриологии, а именно большое сходство у зародыша гомологичных частей, которые становятся весьма различными по строению и отправлению в зрелом возрасте; сходство гомологичных частей или органов у родственных, но различных видов, несмотря на их приспособленность в зрелом состоянии к крайне различным функциям. Личинки — это активные зародыши,

специальным образом модифицированные в большей или меньшей степени в связи с образом жизни, причем модификации их унаследуются в соответствующем раннем возрасте. С помощью этих же принципов и приняв во внимание, что органы редуцируются в своих размерах вследствие неупотребления или путем естественного отбора обычно в такой период жизни, когда организм предоставлен самому себе, принимая во внимание также, сколь велика сила наследственности, мы в состоянии объяснить даже существование рудиментарных органов. Значение эмбриологических признаков и рудиментарных органов для классификации понятно, если держаться взгляда, что естественное расположение должно быть генеалогическим.

Наконец, различные группы фактов, рассмотренные в этой главе, помоему, столь ясно указывают, что бесчисленные виды, роды и семейства, населяющие земной шар, произошли каждый в пределах своего класса или группы от общих предков и затем модифицированы в процессе наследования, что я без колебаний принял бы этот взгляд, если бы даже он не был подкреплен другими фактами или аргументами.

Глава XV

КРАТКОЕ ПОВТОРЕНИЕ И ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Краткое повторение возражений против теории естественного отбора. — Краткое повторение общих и частных обстоятельств, говорящих в ее пользу. — Причины всеобщего убеждения в неизменяемости видов. — Пределы применения теории естественного отбора. — Ее влияние на изучение естественной истории. — Заключительные замечания.

Так как вся эта книга представляет собой одно длинное доказательство, то для удобства читателя я дам краткое повторение главных фактов и выводов.

Я не отрицаю, что против теории общности происхождения, сопровождаемого модификацией путем вариаций и естественного отбора, могут быть выдвинуты многочисленные и веские возражения. Я пытался представить их во всей их силе. С первого взгляда кажется почти невозможным представить себе, что самые сложные органы и инстинкты могли быть усовершенствованы не при помощи средств, превосходящих человеческий разум, хотя и аналогичных ему, а путем кумуляции бесчисленных незначительных вариаций, каждая из которых была полезна для ее обладателей. Тем не менее это затруднение, хотя оно и представляется нашему воображению непреодолимым, нельзя признать действительным, если только допустить следующие положения: все части организации и инстинкты представляют по крайней мере индивидуальные различия, борьба за существование ведет к сохранению полезных уклонений в строении или инстинкте и, наконец, могли существовать градации в степени совершенства каждого органа, из которых каждая по-своему полезна. Истинность этих положений, я полагаю, не может быть оспариваема.

Несомненно, крайне трудно даже предположить, путем каких градаций были усовершенствованы многие органы, в особенности в тех раздробленных и неполных группах органических существ, которые подверглись значительному вымиранию; но мы встречаем в природе так много самых удивительных градаций, что должны быть крайне осмотрительны, утверждая, что тот или другой орган, или инстинкт, или какая-либо структура целиком не могли достигнуть своего современного состояния путем многих градуальных ступеней. Должно допустить, что существуют случаи, представляющие особые трудности для теории естественного отбора; одним из наиболее любопытных случаев такого рода является существо-

вание в одной и той же общине двух или трех определенных каст рабочих и стерильных самок муравьев; но я пытался показать, как эта трудность может быть устранена.

Что касается почти общего правила, что виды при их первом скрещивании оказываются стерильными, что составляет столь замечательную противоположность универсальной фертильности разновидностей при их скрещивании, я должен отослать читателей к обзору фактов, приведенному в конце IX главы, который, мне кажется, убедительно доказывает, что стерильность столь же мало является свойством, специально дарованным видам, как и неспособность двух различных древесных пород к взаимной прививке; она является побочным следствием различий в воспроизводительной системе скрещивающихся видов. Истинность этого заключения обнаруживается в глубоком различии результатов реципрокных скрещиваний одних и тех же двух видов, т. е. в тех случаях, когда один и тот же вид играет роль то отца, то матери.[1] К тому же заключению явно приводит и аналогия с диморфными и триморфными растениями, потому что, когда эти формы подвергаются незаконному оплодотворению, они дают мало семян или совсем не дают их, а их потомство оказывается более или менее стерильным; а между тем эти формы принадлежат к одному и тому же несомненному виду и ничем не различаются, кроме некоторых особенностей в строении и функциях их органов воспроизведения.

Хотя фертильность разновидностей при их скрещивании, равно как их помесей, и признается многими авторами за общее правило, однако нельзя признать это вполне верным, учитывая факты, сообщенные такими высокими авторитетами, как Гертнер и Кельрейтер. Большинство разновидностей, над которыми производились опыты, было получено при доместикации; а так как доместикация (я имею в виду не простое содержание в неволе) почти неизменно ведет к устранению той стерильности, которая, судя по аналогии, получилась бы при скрещивании родительских видов, мы не должны ожидать, что у их модифицированного потомства доместикация вызывает стерильность при скрещивании.[2] Это устранение стерильности, вероятно, происходит от тех же причин, которые позволяют нашим домашним животным свободно размножаться при самых разнообразных условиях, а это в свою очередь, по-видимому, вытекает из того, что они постепенно привыкали к частым переменам в условиях их жизни.

Двойной и параллельный ряд фактов, по-видимому, хорошо освещает вопрос о стерильности видов при их первом скрещивании и их гибридного потомства. С одной стороны, мы имеем полное основание полагать, что незначительные изменения в условиях жизни способствуют увеличению сил и фертильности всех органических существ. Мы знаем также, что скрещивание различающихся между собой особей одной и той же разновидности или различных разновидностей увеличивает численность их потомства и несомненно делает его более крупным и сильным. Это зависит главным образом от того, что скрещивавшиеся формы предварительно подвергались влиянию несколько различных условий жизни, так как я установил рядом самых тщательных опытов, что польза, происходящая от скрещивания, нередко сильно уменьшается или совершенно утрачивается, если все

особи одной и той же разновидности в течение нескольких поколений подвергались совершенно одинаковым условиям. Это — одна сторона вопроса. С другой стороны, мы знаем, что когда виды, испытавшие в течение долгого промежутка времени действие почти однообразных условий, подвергались в неволе действию совершенно новых и резко отличающихся условий, то они или погибали, или, если выживали, то становились стерильными, оставаясь при этом вполне здоровыми. Это не случается или если и случается, то в весьма слабой степени, с нашими одомашненными формами, в течение долгого времени подвергавшимися изменчивым условиям. Мы встречаемся с тем, что гибриды, происшедшие через скрещивание двух различных видов, очень малочисленны, потому ли, что они погибают вскоре после зачатия или в самом раннем возрасте, потому ли, что, выживая, они оказываются более или менее стерильными; отсюда мы должны, по-видимому, признать в высшей степени вероятным, что этот результат должен быть приписан той глубокой перемене в их жизненных условиях, которая проистекает от сочетания двух различных организаций. Тот, кто сумел бы определенным образом объяснить, почему слон или лисица не плодятся в неволе даже у себя на родине, между тем как домашняя свинья или собака легко плодятся при самых разнообразных условиях, мог бы в то же время дать и вполне определенный ответ на вопрос, почему два различных вида при скрещивании, так же как и их гибридное потомство, оказываются обыкновенно более или менее стерильными, между тем как две одомашненные разновидности при скрещивании, а также их помеси, оказываются вполне фертильными.[2]

В географическом распространении теория общности происхождения, сопровождаемого модификацией, встречается с довольно существенными трудностями. Все особи одного и того же вида, равно как и все виды того же рода или даже высшей группы, происходят от общих родителей, и, следовательно, как бы ни были изолированы и удалены одна от другой те части света, где мы их встречаем, в течение последовательных рядов поколений они должны были расселиться из одного пункта во все остальные. Мы нередко не в состоянии даже угадать, как это могло совершиться. Тем не менее, так как мы имеем основание предполагать, что некоторые виды сохранили одну и ту же видовую форму в течение долгих периодов времени, периодов громадных, если их измерять годами, не следует придавать особенного значения отдельным фактам широкого расселения одного и того же вида; ибо в течение таких длинных периодов всегда могли найтись обстоятельства, благоприятствовавшие многими способами широкой миграции. Разорванный или прерывистый ареал нередко объясняется вымиранием видов в промежуточных областях. Нельзя отрицать, что нам пока еще очень мало известно относительно тех пределов, в которых могли совершаться разные климатические и географические перемены на поверхности земли за недавние периоды, а такие перемены нередко облегчали миграцию. В качестве примера я пытался показать, как велико было влияние ледникового периода на распространение на земле одного и того же вида или родственных видов. Велико также наше незнание относительно многочисленных, время от времени возникающих способов пере-

носа организмов. Что касается различных видов одного и того же рода, обитающих в отдаленных друг от друга и изолированных областях, то на протяжении очень длинного периода могли оказаться возможными все способы миграции, так как процесс модификации необходимо совершался медленно; таким образом, трудности в отношении широкого расселения видов того же рода в некоторой мере уменьшаются.

Согласно теории естественного отбора, должно было существовать бесконечное число промежуточных форм, связывающих друг с другом виды каждой группы переходами, столь же нечувствительными, каковы наши современные разновидности; в таком случае могут спросить: почему же мы не видим эти связующие формы повсюду вокруг нас? Почему все органические существа не сливаются в один общий неразрешимый хаос? В отношении современных форм следует помнить, что мы не имеем даже права ожидать (за исключением редких случаев) открытия связующих звеньев *непосредственно* между ними, а можем лишь ожидать только между любой из них и какой-нибудь вытесненной и вымершей формой. Даже на обширных пространствах, которые в течение долгого периода остаются непрерывными и климатические и другие жизненные условия которых нечувствительно меняются при переходе из области, занимаемой одним видом, в другую, занятую родственным ему видом, даже и там мы не имеем основания рассчитывать на частую встречу с промежуточными разновидностями в промежуточных зонах. В самом деле, мы имеем основание предполагать, что только немногие виды одного и того же рода претерпевают изменения, остальные виды полностью вымирают, не оставляя по себе модифицированного потомства. Из числа тех видов, которые изменяются, лишь немногие будут изменяться в одной и той же стране в одно и то же время, и все модификации будут совершаться медленно. Я показал также, что промежуточные разновидности, вероятно, первоначально существовавшие в промежуточных зонах, будут подвержены вытеснению родственными формами, с другой стороны, потому что эти последние, представленные большим числом особей, будут обычно модифицированы и усовершенствованы быстрее, чем промежуточные разновидности, представленные меньшим числом особей, так что эти промежуточные разновидности в конце концов будут вытеснены и истреблены.

Но если верно это учение об истреблении бесчисленных звеньев, связующих современных и вымерших обитателей земли, а в пределах каждого последующего периода — менее древние вымершие формы с формами более древними, то почему же каждая геологическая формация не переполнена этими звеньями? Почему любая коллекция ископаемых не представляет нам всех данных, доказывающих постепенные переходы и мутации форм? Хотя геологическое исследование несомненно обнаружило в прошлом существование многочисленных звеньев, теснее связующих значительное число форм жизни, оно тем не менее не обнаружило тех бесчисленных тонких переходов между прошлыми и современными видами, каких требует теория; и это самое очевидное из многочисленных возражений, которые могут быть против нее предъявлены. И далее, почему целые группы родственных видов появляются, хотя это появление нередко оказывается

ложным, как бы внезапно в последовательных геологических слоях? Хотя мы теперь знаем, что органические существа появились на нашей планете в период, неизмеримо от нас отдаленный, задолго до отложения самых нижних слоев кембрийской системы, почему же мы не встречаем под этой системой нагроможденных пластов, переполненных остатками предков кембрийских ископаемых? Ведь, на основании этой теории, подобные пласты должны были где-нибудь отлагаться в эти отдаленные, совершенно нам неизвестные эпохи истории земли.

Я могу ответить на эти вопросы и возражения только предположением, что геологическая летопись значительно менее полна, чем предполагает большинство геологов.[3] Число экземпляров в наших музеях абсолютно ничтожно по сравнению с несметными поколениями видов, несомненно существовавших.[4] Родоначальная форма каких-либо двух или нескольких видов не может являться по всем своим признакам промежуточной непосредственно между ее модифицированными потомками, точно так же как скалистый голубь не является промежуточным непосредственно по особенностям своего хвоста и зоба между его двумя потомками — трубастым голубем и дутышем.[4] Мы не в состоянии признать в одном виде родоначальника другого модифицированного вида, как бы тщательно мы их не изучали, если в нашем распоряжении нет большинства промежуточных звеньев; а вследствие неполноты геологической летописи мы не имеем никакого права рассчитывать на нахождение столь многочисленных звеньев. Если бы две, три или даже большее число связанных между собою форм было найдено, то многочисленные натуралисты просто отнесли бы их к соответственному числу новых видов, особенно если бы они были найдены в подразделениях различных геологических ярусов и хотя бы степень их различия была крайне мала. Можно указать много современных сомнительных форм, которые, вероятно, являются разновидностями; но кто же станет утверждать, что в будущем будет открыто столько ископаемых звеньев, что натуралисты будут в состоянии решить вопрос, следует ли или не следует эти сомнительные формы признать за разновидности. Только незначительная часть земного шара геологически исследована. Только органические существа, принадлежащие к некоторым классам, могут сохраниться в ископаемом состоянии, по крайней мере в сколько-нибудь значительном числе.[5] Многие виды после своего образования не подвергаются дальнейшему изменению, но вымирают, не оставляя по себе модифицированных потомков; и периоды, в течение которых виды модифицируются, хотя очень длинные, если их измерять годами, вероятно, были очень коротки по сравнению с периодами, в течение которых виды сохраняли одну и ту же форму.[5] Наиболее часто и наиболее значительно изменяются виды доминирующие и широко расселенные, а разновидности часто бывают сначала локальными — два обстоятельства, делающие открытие промежуточных звеньев в пределах одной формации еще менее вероятным. Локальные разновидности не будут проникать в другие отдаленные области, прежде чем будут значительно модифицированы и улучшены; а когда они распространились, и мы открываем их в геологической формации, то они производят впечатление внезапно созданных на месте и по-

просту рассматриваются как новые виды. Бóльшая часть формаций образовалась не непрерывно, а продолжительность их существования, по всей вероятности, была более кратка, чем средняя продолжительность существования видовых форм. Следующие друг за другом формации в большинстве случаев отделены одна от другой пустыми промежутками времени огромной продолжительности, так как пласты с ископаемыми, достаточно толстые, чтобы устоять от последующего разрушения, могли, как общее правило, образоваться только там, где значительные осадки отлагались на оседающем дне моря. В чередующиеся периоды поднятия и сохранения постоянного уровня геологическая летопись обычно остается незаполненной. В эти последние периоды, по всей вероятности, происходило большее изменение форм жизни; в периоды опускания преобладало их вымирание.

Что касается отсутствия богатых ископаемыми пластов ниже кембрийской формации, то я могу только повторить гипотезу, высказанную в X главе, а именно: хотя наши континенты и океаны сохранились в течение громадных периодов почти в современном их относительном положении, тем не менее мы не имеем оснований предполагать, чтобы оно было таковым всегда; следовательно, формации гораздо более древние, чем известные нам, могут оставаться погребенными под великими океанами. Что же касается промежутка времени, который истек с той поры, когда наша планета затвердела, и его недостаточности для предполагаемого размера изменения органического мира, то возражение, упорно защищаемое сэром Уильямом Томпсоном, по всей вероятности, одно из самых важных, какие были до сих пор выдвинуты, то я могу только сказать следующее: во-первых, мы не знаем, как быстро протекают изменения видов, если выражать это время годами, и, во-вторых, многие ученые еще до сих пор не допускают, что строение вселенной и внутренности нашей планеты известны нам в такой степени, которая допускала бы сколько-нибудь достоверные соображения о продолжительности ее существования.

Что геологическая летопись несовершенна, допускают все; но немногие согласятся с тем, что она несовершенна в такой мере, как это требуется нашей теорией. Если мы будем иметь в виду промежутки времени достаточной продолжительности, то геология доставит нам ясное доказательство, что все виды претерпели изменения, и притом эти изменения протекали именно так, как того требует теория, так как изменения шли медленно и в градуальной манере. Мы это ясно усматриваем из того факта, что ископаемые остатки последовательных формаций неизменно гораздо более сходны друг с другом, чем ископаемые из формаций, далеко одна от другой отстоящих.

Таков итог главнейших возражений и трудностей, которые могут быть справедливо выдвинуты против теории; вместе с тем я вкратце повторил те ответы и разъяснения, которые, как мне кажется, могут быть даны. В течение долгих лет я глубоко чувствовал важность этих трудностей и потому не сомневаюсь в их вескости. Но должно особенно обратить внимание, что наиболее существенные возражения касаются вопросов, в которых мы, по общему признанию, несведущи; мы даже не знаем, как велика наша не-

осведомленность. Нам неизвестны все возможные последовательные переходные ступени между наиболее простым и наиболее сложным органом; мы не можем, конечно, претендовать на то, что знаем все разнообразные способы распространения организмов в течение долгих периодов времени или что мы знаем степень несовершенства геологической летописи. Как ни существенны все эти возражения, их, по моему мнению, совершенно недостаточно для того, чтобы опровергнуть теорию общности происхождения, сопровождаемого модификацией.

А теперь обратимся к другой стороне доказательства. В домашнем состоянии мы замечаем высокую степень изменчивости, причиняемой или по крайней мере возбуждаемой переменами в жизненных условиях; однако эта зависимость нередко проявляется в такой неясной форме, что мы склонны признать изменения спонтанными. Изменчивость управляется многочисленными и сложными законами — коррелятивным ростом, компенсацией, усиленным употреблением или неупотреблением и определенным действием окружающих условий. Весьма трудно убедиться, как глубоко были модифицированы наши домашние формы, но мы смело можем допустить, что глубина эта значительна и что модификации могут передаваться по наследству в течение долгих периодов. Пока жизненные условия остаются без перемен, мы имеем полное основание предполагать, что модификация, уже передававшаяся по наследству на протяжении многих поколений, может и дальше передаваться на протяжении почти неограниченного числа поколений. С другой стороны, у нас имеются доказательства, что изменчивость, однажды вступившая в действие в условиях одомашнения, не прекращается в течение очень долгого периода; нам неизвестно, прекращается ли она вообще, так как новые разновидности все еще иногда образуются в наших древнейших одомашненных формах.

Изменчивость не вызывается самим человеком; он только бессознательно подвергает органические существа новым жизненным условиям, и тогда природа действует на их организацию и вынуждает их варьировать. Но человек может отбирать и действительно отбирает вариации, доставляемые ему природой, и, таким образом, кумулирует их в любом желательном направлении. Он, таким образом, адаптирует животных и растения к своим потребностям или прихотям. Он может достигать этого методически или бессознательно, сохраняя особей, наиболее ему полезных или приятных, без всякого намерения изменить породу. Не подлежит сомнению, что он может глубоко повлиять на свойства какой-нибудь породы, отбирая в каждом последующем поколении индивидуальные различия столь слабые, что их может заметить только привычный глаз. Этот процесс бессознательного отбора являлся великим фактором в образовании наиболее различных и полезных домашних пород. Что многие породы, произведенные человеком, в значительной степени носят характер естественных видов, доказывается неразрешимыми сомнениями, являются ли многие из них разновидностями или аборигенными различными видами.

Нет никакого основания, чтобы принципы, которые действовали столь эффективно при доместикации, не могли бы действовать в естест-

венных условиях. В переживании благоприятствуемых особей и рас при постоянно возобновляющейся Борьбе за существование мы видим могущественную и всегда действующую форму Отбора. Борьба за существование неизбежно вытекает из присущего всем органическим существам возрастания численности в быстрой геометрической прогрессии. Эта высокая скорость возрастания численности доказывается вычислением, быстрым размножением многих животных и растений в течение следующих один за другим благоприятных сезонов и при натурализации в новых странах. Рождается более особей, чем может выжить. Песчинка на весах может определить жизнь одной особи и смерть другой, какая разновидность или какой вид будут увеличиваться в числе и какие пойдут на убыль или окончательно исчезнут. Так как особи одного и того же вида вступают в сильную во всех отношениях конкуренцию, то борьба между ними будет обычно наиболее жестокой; она будет почти столь же жестока между разновидностями одного и того же вида и несколько слабее между видами одного и того же рода. С другой стороны, борьба будет нередко упорной и между существами, занимающими отдаленные места в системе природы. Самое слабое преимущество некоторых особей, обнаруживающееся в известном возрасте или в известное время года, над теми, с кем они конкурируют, или хотя бы в ничтожной степени делающее их более приспособленными к окружающим физическим условиям, может со временем нарушить равновесие.

У животных раздельнополых в большинстве случаев борьба будет происходить между самцами за обладание самками. Наиболее сильные самцы или те, которые наиболее успешно боролись с жизненными условиями, будут обыкновенно оставлять наибольшее потомство. Но успех нередко будет зависеть и от того, что самцы обладают особым оружием или средством защиты или особенно привлекательны; даже слабое преимущество может привести к победе.

Так как геология ясно указывает, что любая страна подвергалась значительным физическим переменам, то мы вправе ожидать, что органические существа изменялись в естественных условиях так же, как они изменялись при доместикации. А если в естественных условиях имела место изменчивость, то было бы решительно непонятным, если бы естественный отбор не вступил в действие. Нередко утверждали, хотя это утверждение не поддается доказательству, что величина вариации в естественных условиях ограничивается очень узкими пределами. Хотя человек действует только на внешние признаки и нередко руководится только прихотью, он может тем не менее в короткий период достигать больших результатов, кумулируя у своих домашних форм простые индивидуальные различия; а никто, конечно, не станет отрицать, что и виды обладают индивидуальными различиями. Но, помимо этих различий, все натуралисты допускают еще существование естественных разновидностей, различающихся настолько, что их признают заслуживающими упоминания в сочинениях по систематике. Никто еще не установил ясного разграничения между индивидуальными различиями и слабо выраженными разновидностями или между более отчетливо выраженными разновидностями и подви-

дами и видами. Не существует ли на отдельных континентах или в различных частях того же континента, разъединенных всякого рода преградами, и на отдаленных островах множества форм, которые одни опытные натуралисты признают разновидностями, другие — географическими расами или подвидами, а третьи — различными, хотя и близкими между собой видами!

Если же животные и растения изменяются хотя бы крайне медленно и незначительно, то почему бы вариациям или индивидуальным различиям, так или иначе полезным, не сохраняться и не кумулироваться путем естественного отбора или выживания наиболее приспособленных? Если человек может терпеливо отбирать вариации, полезные для него, то почему бы при меняющихся и сложных условиях жизни не могли часто возникать и сохраняться или быть отобранными вариации, полезные для живых произведений природы? Какой предел может быть положен этой силе, действующей в течение долгих веков и строго исследующей всю конституцию и образ жизни каждого существа, благоприятствуя полезному и отвергая вредное? Я не усматриваю предела деятельности этой силы, медленно и прекрасно адаптирующей каждую форму к самым сложным жизненным отношениям. Теория естественного отбора, даже если мы ограничимся этими соображениями, представляется мне в высшей степени вероятной. Я подвел со всею добросовестностью, на какую только способен, итог высказанным против нее возражениям и трудностям; теперь обратимся к специальным фактам и доводам, говорящим в пользу теории.

Рассматривая виды только как более сильно обозначившиеся и постоянные разновидности и считая, что каждый вид существовал сначала в качестве разновидности, мы можем видеть, почему невозможно провести демаркационной линии между видами, возникшими, как обычно предполагается, путем особых актов творения, и разновидностями, которые признаются возникшими действием вторичных законов. С этой же точки зрения мы можем понять, почему в какой-нибудь области, где возникло много видов одного и того же рода и где они в настоящее время процветают, эти виды представляют много разновидностей; это ясно, потому что там, где образование видов шло активно, мы вправе ожидать, как общее правило, что оно еще происходит; так оно и есть в действительности, если разновидности — только зарождающиеся виды. Сверх того, виды более обширных родов, представляющие большее число разновидностей, или зарождающихся видов, сохраняют еще до некоторой степени характер разновидностей, они отличаются друг от друга в меньшей степени, чем виды значительно меньших родов. Близкие виды значительно больших родов имеют, видимо, более ограниченное распространение и вследствие своего родства скопляются вокруг других видов небольшими группами — две особенности, напоминающие разновидности. Это — странные отношения, если признавать, что виды были созданы независимо одни от других, но они вполне понятны, если каждый вид первоначально существовал как разновидность.

Благодаря геометрической прогрессии воспроизведения каждый вид склонен безгранично возрастать в числе, и модифицированные потомки

могут тем легче численно возрастать, чем разнообразнее будут их образ жизни и строение, так как они будут способны захватить наиболее многочисленные и разнообразные места в экономии природы; отсюда естественный отбор будет постоянно проявлять склонность сохранять наиболее дивергировавших между собой потомков какого-либо одного вида. Следовательно, на протяжении длительно протекающего процесса модификации слабые различия, характеризующие разновидности одного вида, склонны разрастись в более резкие различия, свойственные видам одного рода. Новые улучшенные разновидности будут неуклонно замещать и истреблять старые, менее улучшенные и промежуточные разновидности; так виды сделались в большой степени определенными и различающимися. Доминирующие виды, принадлежащие к большим группам в пределах каждого класса, склонны порождать новые и доминирующие формы; таким образом, каждая большая группа склонна сделаться еще больше и в то же время более дивергировавшей в признаках. Но так как все группы не могут таким образом разрастаться, ибо мир не вместил бы их, то более доминирующие группы побеждают группы менее доминирующие. Эта тенденция в больших группах к разрастанию и дивергенции в признаках совместно с неизбежным сильным вымиранием объясняет расположение всех форм жизни в субординированные группы, причем все оказываются включенными в небольшое число классов, доминировавших во все времена. Этот великий факт группировки всех органических существ в так называемую Естественную систему абсолютно необъясним с точки зрения теории творения.

Так как естественный отбор действует исключительно путем кумуляции незначительных последовательных благоприятных вариаций, то он и не может производить значительных или внезапных модификаций; он подвигается только короткими и медленными шагами. Отсюда правило «Natura non facit saltum» все более и более подтверждается по мере расширения наших знаний, становится понятным на основании этой теории. Мы можем видеть, почему повсеместно в природе одна и та же общая цель достигается почти бесконечно разнообразными путями, так как каждая однажды приобретенная особенность долго наследуется, и органы, уже модифицированные во многих различных направлениях, должны быть адаптированы к одному и тому же общему назначению. Коротко говоря, мы можем видеть, что природа расточительна на многообразие, хотя и скупа на нововведение. Но никто не сумел бы объяснить, почему существовал бы такой закон природы, если бы виды были созданы независимо одни от других.

Еще много других фактов, как мне кажется, объясняется этой теорией. Как странно, что птица с общим обликом дятла охотится за насекомыми на земле; что горный гусь, очень редко или никогда не плавающий, имеет перепонки между пальцами; что птица, похожая на дрозда, ныряет и питается водными насекомыми и что буревестник имеет привычки и строение, делающие его приспособленным к образу жизни чистика. И так далее, почти до бесконечности. Но с точки зрения непрерывного увеличения численности каждого вида и при постоянной деятельности естественного

отбора, всегда готового адаптировать медленно варьирующих потомков каждого из них ко всякому незанятому или плохо занятому месту в природе, эти факты перестают быть странными и могли бы даже быть заранее предсказаны.

[6]Мы можем до некоторой степени понять, почему в природе так много красоты, так как и она может быть в значительной мере приписана деятельности естественного отбора. Что красота, согласно нашему понятию о ней, не представляет всеобщего явления, допустит каждый, кто взглянет на некоторых ядовитых змей, на некоторых рыб и некоторых отвратительных летучих мышей, морда которых представляет искаженное сходство с человеческим лицом. Половой отбор сообщил самые блестящие краски, самые изящные формы и другие украшения самцам, а в некоторых случаях и обоим полам многих птиц, бабочек и других животных. У птиц он во многих случаях придал голосу самцов музыкальность, привлекательную для самок, а равно и для нашего слуха. Цветки и плоды сделались заметными благодаря ярким окраскам, выделяющим их на зелени листвы, для того чтобы цветки эти могли быть легко замечены, посещаемы и оплодотворяемы насекомыми, а семена рассеивались бы при посредстве птиц. Каким образом случилось, что определенные цвета, звуки и формы доставляют наслаждение как человеку, так и низшим животным; другими словами, как возникло чувство красоты в его простейшей форме, этого мы не знаем, как не знаем и того, почему известные запахи и вкусы стали приятными.[6]

Так как естественный отбор действует путем конкуренции, то он адаптирует и улучшает обитателей каждой страны только по отношению к другим ее обитателям; поэтому нам нечего удивляться, что виды какой-либо страны, хотя они с обычной точки зрения созданы и специально адаптированы для этой страны, побеждаются и вытесняются натурализованными формами других стран. Не следует изумляться, если все приспособления в природе, насколько мы можем судить, не абсолютно совершенны, как например человеческий глаз, или некоторые из них не соответствуют нашему представлению о приспособленности. Нечего удивляться и тому, что жало пчелы, направленное против врага, причиняет смерть самой пчеле; тому, что трутни производятся в таком большом числе ради одного единственного акта, а затем умерщвляются своими стерильными сестрами; той изумительной трате пыльцы, которая наблюдается у нашей сосны; той инстинктивной ненависти, которую пчелиная матка питает к своим собственным фертильным дочерям; тому, что наездники питаются живым телом гусениц, и вообще ни одному подобному случаю. Согласно теории естественного отбора, скорее представляется удивительным, что не открыто еще большего числа подобных случаев отсутствия абсолютного совершенства.

Сложные и малоизвестные законы, управляющие образованием разновидностей, насколько мы можем судить, идентичны с законами, которые управляли образованием отдельных видов. В обоих случаях физические условия оказывали, по-видимому, некоторое прямое и определенное действие, но как велико это действие, мы не можем сказать. Так, при переселении разновидностей в какое-нибудь новое местообитание они иногда

принимают признаки, свойственные видам этого местообитания. Как на разновидности, так и на виды употребление и неупотребление, по-видимому, производят значительное действие, так как невозможно отрешиться от такого заключения при виде, например, толстоголовой утки с ее крыльями, непригодными для летания почти в такой же степени, как у домашней утки, или при виде зарывающегося в землю туку-туку, порою слепого, и некоторых кротов, постоянно слепых и с глазами, покрытыми кожей, или, наконец, при виде слепых животных, живущих в американских и европейских темных пещерах. В отношении как разновидностей, так и видов немаловажную роль играла, по-видимому, и коррелятивная вариация, так что когда одна часть модифицировалась, по необходимости модифицировались и другие. Как у разновидностей, так и у видов иногда наблюдается реверсия к давно утраченным признакам. Как непонятно с точки зрения теории творения появление время от времени полос на плечах и ногах различных видов рода лошадей и у их гибридов. И как просто объясняется этот факт, если мы допустим, что все эти виды произошли от полосатого предка, точно так же, как различные домашние породы голубя происходят от сизого с темными поперечными полосами скалистого голубя!

Почему с обычной точки зрения, согласно которой каждый вид был создан независимо, видовые признаки, т. е. те, которыми виды одного рода отличаются друг от друга, более изменчивы, чем признаки родовые, по которым они все друг с другом сходны? Почему, например, окраска цветка у одного из видов данного рода более изменчива, если цветки других видов окрашены различно, чем в том случае, если у всех видов цветки одинаково окрашены? Если виды — только хорошо выраженные разновидности, признаки которых стали в высокой степени постоянными, то мы можем понять этот факт: они уже изменялись с того момента, когда они ответвились от своего общего предка, но изменялись только по некоторым признакам, которые составляют их видовое отличие, и потому именно эти признаки должны оказаться более способными к дальнейшему изменению, чем родовые признаки, неизменно передававшиеся по наследству в течение громадного периода времени. На основании теории творения невозможно объяснить также, почему часть, необычайно развитая только у одного какого-нибудь вида данного рода, и потому, как мы вправе заключить, весьма важная для этого вида, особенно склонна к изменению; но, с нашей точки зрения, эта часть уже испытала, с того времени, когда различные виды ответвились от общего предка, значительную степень изменчивости и модифицирования, а потому мы можем вообще ожидать, что эта часть и до сих пор сохранила свою склонность изменяться. Но часть может быть развита самым необычайным образом, как например крыло летучей мыши, и тем не менее быть не более изменчивой, чем всякая другая часть, если эта часть оказывается общей для целой группы подчиненных форм, т. е. в том случае, когда она передавалась по наследству в течение весьма долгого периода, потому что в этом случае она уже сделалась постоянной вследствие продолжительного естественного отбора.

Что касается инстинктов, как ни поразительны некоторые из них, для теории естественного отбора последовательных, незначительных, но по-

лезных модификаций они представляют не бо́льшие трудности, чем строение тела. Мы можем, таким образом, понять, почему природа, наделяя различных животных одного и того же класса различными инстинктами, подвигается только градуальными шагами. Я пытался показать, как много света проливает этот принцип градации на поразительные архитектурные способности медоносной пчелы. Привычка, без сомнения, нередко принимает участие в модификации инстинктов, но, очевидно, в ней нет необходимости, как мы видим на примере бесполых насекомых, не оставляющих по себе потомства, которое могло бы унаследовать последствия продолжительной привычки. Допуская, что все виды одного и того же рода произошли от общего предка и унаследовали много общего, мы можем понять, каким образом близкие виды, находясь в самых различных жизненных условиях, руководятся почти одними и теми же инстинктами; почему, например, дрозды тропической и умеренной Южной Америки обмазывают свои гнезда грязью, так же как и наши британские виды. С точки зрения медленного приобретения инстинктов путем естественного отбора, нам не представляется удивительным, если некоторые инстинкты несовершенны и ведут к ошибкам, равно как и то, что многие инстинкты причиняют страдания другим животным.

Если виды — только хорошо выраженные и постоянные разновидности, то для нас тотчас же становится ясным, почему их гибридное потомство следует тем же сложным законам в степени и характере сходства со своими родителями, как и гибридное потомство заведомых разновидностей, т. е. постепенно поглощаются одни другими при последовательных скрещиваниях и т. д. Это сходство представлялось бы странным, если бы виды были независимо созданы, а разновидности образовались бы посредством вторичных законов.

Если мы допустим, что геологическая летопись в крайней степени несовершенна, тогда доставляемые ею факты являются сильным подтверждением теории единства происхождения, сопровождаемого модификацией. Новые виды появились на сцене медленно и через последовательные промежутки времени, причем размеры изменения за равные промежутки времени были весьма различны для различных групп. Вымирание видов и целых групп видов, игравшее такую выдающуюся роль в истории органического мира, является почти неизбежным следствием принципа естественного отбора, так как старые формы замещаются новыми и улучшенными формами. Ни один единичный вид или группа видов не появляются вновь, если раз была прервана цепь обычных поколений. Постепенное расселение доминирующих форм с медленным модифицированием их потомков производит такое впечатление, как будто по истечении значительных периодов времени органические формы изменялись одновременно на протяжении всей земли. Тот факт, что ископаемые остатки каждой формации представляются по своему характеру в известной степени промежуточными между ископаемыми, которые заключены в формациях, лежащих над и под данной формацией, просто объясняется их промежуточным положением в родословной цепи. Основной факт, что все вымершие существа могут быть соединены в одну общую систему со всеми современными су-

ществами, естественно, вытекает из того, что и современные, и вымершие существа являются потомками общих предков. Так как виды в течение долгого периода своего развития и модификации постоянно дивергировали в своих признаках, то становится понятным, почему более древние формы или ранние предки каждой группы часто занимают до некоторой степени промежуточное положение между ныне существующими группами. Современные формы обычно признаются существами с более высокой в общем организацией по сравнению с древними формами; они и должны быть выше в том смысле, что позднейшие и более улучшенные формы победили в борьбе за жизнь формы древнейшие и менее улучшенные; также и их органы обычно в большей степени специализированы для выполнения различных функций.[7] Этот факт вполне совместим с существованием многочисленных существ, еще сохранивших более простое, малоусовершенствованное строение, приспособленное для простых условий их существования; он вполне совместим также и с тем, что организация некоторых форм регрессировала, делаясь на каждой стадии исторического происхождения более приспособленной к новому упрощенному образу жизни.[7] Наконец, удивительный закон продолжительного сохранения близких форм на том же континенте — сумчатых в Австралии, неполнозубых в Америке и других подобных случаев — вполне понятен, так как в пределах одной и той же страны существующие и вымершие организмы тесно связаны общим происхождением.

Что касается географического распространения, мы должны допустить, что в течение долгого ряда веков происходила усиленная миграция из одной части света в другую, вызванная прежними климатическими и географическими переменами и многочисленными действующими время от времени и неизвестными нам способами расселения; тогда на основании теории общности происхождения, сопровождаемого модификацией, мы будем в состоянии понять бо́льшую часть основных фактов, касающихся Распространения. Мы можем понять и поразительный параллелизм, существующий между распространением органических существ в пространстве и их геологической последовательностью во времени, так как в обоих случаях существа были одинаково связаны между собой обычными узами родства и способы модификации были одни и те же. Мы вполне поймем смысл изумительного факта, поражавшего каждого путешественника, а именно: на одном и том же континенте при самых различных условиях — в жарком и холодном климате, в горах и на равнинах, в пустынях и болотах — бо́льшая часть обитателей, принадлежащих к одному и тому же обширному классу, обнаруживает явные черты родства, потому что они являются потомками одних и тех же родоначальников и первых колонистов. На основании того же принципа прежней миграции, связанной в большинстве случаев с модификацией, мы можем с помощью ледникового периода понять идентичность некоторых растений и близкое родство многих других на большинстве отдаленных друг от друга гор и в северном, и в южном умеренных поясах, а также близкое родство некоторых обитателей морей северного и южного умеренных поясов, несмотря на то, что они отделены друг от друга всею частью океана, лежащей между тро-

никами. Хотя две страны и могут обладать физическими условиями, настолько сходными, насколько это необходимо для одного и того же вида, мы не должны удивляться тому, что их обитатели резко отличаются друг от друга, если эти страны в течение долгого периода были совершенно разобщены; действительно, так как взаимные отношения между организмами — самые важные из всех отношений и так как две страны должны были получать колонистов в различные времена и в различных соотношениях из какой-нибудь другой страны или обмениваясь друг с другом, то и направление модификации в обеих областях неизбежно должно было быть различным.

С этой точки зрения на миграцию, сопровождаемую последующей модификацией, мы можем понять, почему океанические острова населены только немногочисленными видами и почему бо́льшая часть этих видов относится к своеобразным, или эндемичным, формам. Для нас ясно, почему виды, принадлежащие к тем группам животных, которые не могут переселяться через значительные пространства океана, каковы лягушки и наземные млекопитающие, не встречаются на океанических островах и почему, с другой стороны, новые и своеобразные виды летучих мышей — животных, которые могут пересечь океан, — нередко встречаются на островах, далеких от какого-либо материка. Такие случаи, как например присутствие своеобразных видов летучих мышей на океанических островах и полное отсутствие других наземных млекопитающих, — факты совершенно необъяснимые с точки зрения теории отдельных актов творения.

Существование близкородственных или замещающих видов в каких-нибудь двух областях предполагает, согласно теории общности происхождения, сопровождаемого модификацией, что одни и те же родоначальные формы прежде населяли обе области; и мы действительно почти всегда убеждаемся, что всюду, где многочисленные близкородственные виды населяют две области, для обеих областей общими являются некоторые идентичные виды. Всюду, где встречаются многочисленные близкородственные, но все же различные виды, встречаются и сомнительные формы и разновидности, принадлежащие к тем же группам. Весьма широко распространено следующее правило: население любой области связано с населением ближайшего источника, откуда могли произойти иммигранты. Это обнаруживается поразительным образом в связи почти всех растений и животных Галапагосского архипелага, Хуан-Фернандеса и других американских островов с растениями и животными соседнего американского континента; то же самое отношение существует между населением архипелага Зеленого Мыса и других африканских островов с населением Африканского материка. Необходимо признать, что эти факты не получают никакого объяснения с точки зрения теории творения.

Как мы видели, все современные и когда-либо существовавшие организмы могут быть распределены в пределах нескольких больших классов в подчиненные группы, причем вымершие группы нередко занимают положение между современными группами; этот факт вполне понятен с точки зрения теории естественного отбора с ее необходимыми последствиями — вымиранием и дивергенцией признаков. На основании тех же

принципов мы видим, почему взаимное родство форм в каждом классе представляется таким сложным и окольным. Мы видим, почему некоторые признаки значительно более пригодны, чем другие, для целей классификации; почему адаптивные признаки, весьма важные для обладающих ими существ, вряд ли имеют какое-либо значение для классификации; почему признаки, относящиеся к рудиментарным частям, хотя совершенно бесполезны для обладающих ими существ, часто так ценны для классификации и, наконец, почему эмбриональные признаки нередко представляются наиболее ценными. Истинное родство всех органических существ, в отличие от их сходства в адаптациях, зависит от наследственности или общности происхождения. Естественная система — не что иное, как генеалогическое распределение существ, причем приобретенные ими степени различия определяются терминами «разновидности, виды, роды, семейства» и т. д.; и мы должны раскрыть эти линии родства при помощи наиболее постоянных признаков, каковы бы эти признаки ни были и как бы ни было ничтожно их значение для жизни.

Сходный набор костей в руке человека, крыле летучей мыши, плавнике дельфина и ноге лошади, одинаковое число позвонков, образующих шею жирафы и слона, и бесчисленные другие подобные факты сразу становятся нам понятными с точки зрения теории общности происхождения, сопровождаемого медленными и незначительными последовательными модификациями. Сходство в основном строении крыла и ноги летучей мыши, функции которых совершенно различны, челюстей и ног краба, лепестков, тычинок и пестиков цветка также в значительной степени понятно с точки зрения постепенного превращения частей или органов, первоначально друг с другом сходных у какого-нибудь отдаленного предка каждого из этих классов. Согласно тому принципу, что последовательные вариации не всегда проявляются в раннем возрасте и наследуются в соответствующем позднем периоде жизни, мы можем ясно понять, почему зародыши млекопитающих, птиц, пресмыкающихся и рыб так поразительно между собой сходны, между тем как взрослые формы так различны. Нас не будет более удивлять, что зародыши дышащих воздухом млекопитающих или птиц имеют жаберные щели и артериальные дуги, подобно рыбам, дышащим воздухом, растворенным в воде, при помощи хорошо развитых жабер.

Неупотребление, иногда при содействии естественного отбора, нередко приводило к редукции органов, ставших бесполезными при смене образа жизни или жизненных условий; отсюда нам становится понятным значение рудиментарных органов. Но неупотребление и отбор будут обычно действовать на каждое существо, достигшее зрелости и принимающее полностью участие в борьбе за существование, и таким образом будут оказывать мало влияния на орган в течение раннего периода развития; следовательно, орган не будет редуцироваться или становиться рудиментарным в этом раннем возрасте. Так, например, теленок унаследовал зубы, которые никогда не прорезываются сквозь десны верхней челюсти, от древнего предка, имевшего вполне развитые зубы, и мы можем предположить, что зубы взрослого животного когда-то редуцировались вследствие неупотреб-

ления благодаря тому, что язык, нёбо или губы силою естественного отбора сделались в высшей степени приспособленными к ощипыванию травы без помощи зубов; между тем у теленка зубы, лишенные деятельности и на основании принципа унаследования в соответственном возрасте, наследуются с отдаленных времен до настоящего дня. С той точки зрения, что каждый организм со всеми его частями был специально создан, совершенно непонятно, каким образом так часто могут встречаться органы, бесполезность которых очевидна, такие, например, как эмбриональные зубы у теленка или сморщенные крылья под спаянными надкрыльями многих жуков. Природа как будто нарочно позаботилась о том, чтобы раскрыть перед нами при помощи рудиментарных органов, эмбриологических и гомологических структур свой план модификации, но мы слишком слепы, чтобы понимать, что она хотела этим выразить.

Я вкратце повторил соображения и факты, вполне убедившие меня в том, что на протяжении своего длительного развития виды были модифицированы. Это было достигнуто главным образом при посредстве естественного отбора многочисленных последовательных незначительных вариаций, дополненного следующими факторами: в значительной степени — унаследованными результатами употребления и неупотребления частей; в отношении приспособительных черт строения как в прошлом, так и современных в незначительной степени — прямым действием внешних условий; вариациями, которые по нашему незнанию кажутся нам возникающими спонтанно.[8] По-видимому, я прежде недооценил значение и распространенность этих последних форм вариаций, ведущих к прочным модификациям в строении независимо от естественного отбора. Но так как в недавнее время мои выводы были превратно истолкованы, и утверждали, что я приписываю модифицирование видов исключительно естественному отбору, то мне, может быть, позволено будет заметить, что в первом и последующих изданиях этой книги я поместил на очень видном месте, именно в конце «Введения», следующие слова: «Я убежден, что естественный отбор был главным, но не исключительным фактором модификации». Но это не помогло. Велика сила упорного извращения; но история науки показывает, что, по счастию, действие этой силы непродолжительно.

Невозможно допустить, чтобы ложная теория объяснила столь удовлетворительно, как это делает теория естественного отбора, различные обширные группы фактов, которые были только что перечислены. Недавно было сделано возражение, что подобный способ аргументации ненадежен, но это — метод, постоянно применяемый при суждении об обычных явлениях жизни и часто применявшийся величайшими естествоиспытателями. Так была создана теория волнообразного движения света, и уверенность в том, что земля вращается вокруг своей оси, до недавнего времени почти не опиралась на прямое доказательство. Возражение, что наука до сих пор не пролила света на гораздо более высокие задачи о сущности и начале жизни, не имеет значения. Кто возьмется объяснить сущность всемирного тяготения? Никто теперь, конечно, не возражает против выводов, вытекающих из этого неизвестного начала притяжения, несмотря на то, что

Лейбниц когда-то обвинил Ньютона в том, что он вводит «в философию таинственные свойства и чудеса».

Я не вижу достаточного основания, почему бы воззрения, излагаемые в этой книге, могли задевать чье-либо религиозное чувство. В доказательство того, как скоропреходяще подобное впечатление, утешительно вспомнить, что величайшее открытие, когда-либо сделанное человеком, а именно открытие всемирного тяготения, было встречено нападками Лейбница, как «потрясающее основы естественной религии, а следовательно, и откровения». Один знаменитый писатель и богослов писал мне: «Я мало-помалу привык к мысли об одинаковой совместимости с высоким представлением о божестве веры в то, что оно создало несколько первоначальных форм, способных путем саморазвития дать начало другим необходимым формам, так и веры в то, что оно нуждалось каждый раз в новом акте творения, для того чтобы заполнить пробелы, вызванные действием установленных им законов».[8]

Но, может быть, спросят, почему же до самого недавнего времени почти все наиболее выдающиеся современные натуралисты и геологи не верили в мутабильность видов? Нельзя утверждать, что органические существа в естественном состоянии не подвержены вариации; нельзя доказать, что размер вариации на протяжении длинного ряда веков был количественно ограничен; не проведено и не может быть проведено ясного разграничения между видом и хорошо выраженной разновидностью. Нельзя утверждать, что виды при их скрещивании неизменно оказываются стерильными, а разновидности — неизменно фертильными; или что стерильность является специальным даром и признаком творения. Пока существовало убеждение в кратковременности истории земли была почти неизбежна вера, будто виды — неизменные произведения; теперь же, когда мы получили некоторое представление о продолжительности геологического времени, мы склонны без достаточных доказательств допускать, будто геологическая летопись настолько полна, что должна доставить нам очевидные доказательства мутации видов, если они претерпевали их.

Но главной причиной естественного нежелания допустить, что какой-либо вид дал начало другим отличающимся от него видам, заключается в том, что мы всегда неохотно допускаем существование великих перемен, ступени которых мы не в состоянии уловить. Эта трудность совершенно сходна с той, которую испытывали геологи, когда Лайелль впервые утверждал, что длинные ряды внутриматериковых скал и глубокие долины являются результатом деятельности факторов, которые мы и теперь еще видим в действии. Наш разум не может охватить полного смысла выражения «миллион лет»; он не может суммировать и осознать конечный результат многочисленных незначительных вариаций, кумулировавшихся в течение почти безграничного числа поколений.

Хотя я вполне убежден в истинности тех воззрений, которые в виде извлечения изложены в этой книге, я никоим образом не надеюсь убедить опытных натуралистов, владеющих огромным фактическим материалом, который на протяжении длинного ряда лет рассматривался ими с точки

зрения, прямо противоположной моей. Так, легко скрывать наше незнание под оболочкой таких выражений, каковы «план творения», «единство плана» и т. д., и воображать, что мы даем объяснения, тогда как только снова и снова констатируем самый факт. Всякий, кто склонен придавать больше веса неразрешенным трудностям, чем объяснению известного числа фактов, конечно, отвергнет мою теорию. На небольшое число натуралистов, обладающих значительной гибкостью ума и уже начавших сомневаться в неизменности видов, эта книга, может быть, повлияет; но я обращаюсь с доверием к будущему — к молодому, подрастающему поколению натуралистов, которые будут в состоянии с должным беспристрастием взвесить обе стороны вопроса. Тот, кто убедится, что виды являются мутабильными, окажет хорошую услугу, добросовестно высказав свое убеждение; только таким образом будет сдвинута с места та масса предрассудков, которая тяготеет над этим вопросом.

Несколько выдающихся натуралистов недавно высказали в печати свое убеждение в том, что множество общепризнанных видов в каждом роде — не настоящие виды, но что зато другие виды настоящие, т. е. были созданы независимо одни от других. Этот вывод представляется мне крайне странным. Они допускают, что множество форм, которые до самого недавнего времени они сами признавали результатом отдельных актов творения, а большинство натуралистов признает их таковыми и до сих пор, что эти формы, носящие, следовательно, все внешние признаки истинных видов, образовались путем изменения, и в то же время они отказываются распространить эту точку зрения на другие формы, лишь слегка отличные от первых. Тем не менее они не берутся определить или хотя бы предположить, какие формы жизни сотворены и какие образовались действием вторичных причин. Для них изменение в одном случае *vera causa*, в другом они произвольно отвергают его, не указывая, в чем заключается различие этих двух случаев. Придет день, когда в этом будут видеть любопытный пример ослепления, вызываемого предвзятым мнением. Этих писателей так же мало поражает чудесный акт творения, как и обычное рождение. Неужели они в действительности предполагают, что несчетное число раз в истории нашей планеты определенным элементарным атомам было указано внезапно организоваться в живые ткани? Думают ли они, что при каждом таком предполагаемом акте творения возникала одна или много особей? Созданы ли все бесчисленные формы животных и растений в виде яиц или семян или в виде взрослых особей? И были ли созданы млекопитающие со всеми ложными признаками их питания в чреве матери? Несомненно, что на некоторые из этих вопросов не могут дать ответа те, кто уверен в появлении или сотворении ограниченного числа форм жизни или одной только формы? [9]Некоторые авторы утверждали, что в сотворение миллионов существ так же легко поверить, как и в сотворение одного, но философская аксиома «наименьшего действия», высказанная Мопертюи, невольно склоняет ум в пользу малого числа, и, конечно, мы не должны предполагать, что бесчисленные существа в пределах каждого обширного класса были созданы с очевидными, но обманывающими нас признаками происхождения от общих родителей.

В качестве напоминания о прежнем положении вещей я сохранил в предшествующих параграфах и в других местах несколько строк, указывающих на то, что натуралисты верят в отдельное сотворение каждого вида, и меня сильно осуждали за то, что я выражался таким образом. Но не подлежит сомнению, что таково было общее убеждение, когда появилось первое издание этой книги. В былое время мне приходилось беседовать об эволюции с очень многими натуралистами, и я ни разу не встретил сочувственного отношения к этому воззрению. Очень возможно, что и тогда уже некоторые из них были убеждены в существовании эволюции, но они или отмалчивались, или выражались так двусмысленно, что трудно было угадать смысл их слов. Теперь положение совершенно иное, и почти каждый натуралист допускает великий принцип эволюции. Но все же некоторые продолжают еще думать, что виды внезапно и совершенно непонятным способом породили новые, во всех отношениях отличные от них формы, но, как я пытался показать, против этого допущения больших и резких модификаций можно выдвинуть весьма веские доказательства. С научной точки зрения и в качестве орудия для дальнейших исследований предположение о внезапном и необъяснимом образовании новых форм из более древних, резко от них отличавшихся, представляет мало преимуществ перед старым верованием в сотворение новых видов из праха земного.[9]

Могут спросить, до каких пределов я распространяю доктрину о модификации видов. Ответить на это нелегко, потому что, по мере того как разрастается степень различия между рассматриваемыми формами, уменьшаются в числе и в степени своей убедительности доводы, говорящие в пользу общности происхождения. Но при помощи некоторых весьма сильных аргументов можно пойти очень далеко. Все формы целых классов связаны между собой цепью родства и все могут быть классифицированы на основании одного и того же принципа в субординированные группы. Ископаемые остатки иногда заполняют очень большие промежутки между существующими отрядами.

Органы в рудиментарном состоянии ясно указывают, что у отдаленного предка они были вполне развиты; а это во многих случаях вынуждает принять огромную степень модификаций в потомстве. В пределах целых классов различные органы построены по одному образцу и в очень раннем возрасте зародыши близко между собой сходны. На этом основании я не сомневаюсь, что теория единства происхождения, сопровождаемого модификацией, охватывает все формы каждого обширного класса или царства. Я полагаю, что животные происходят самое большее от четырех или пяти родоначальных форм, а растения — от такого же или еще меньшего числа.

Аналогия заставила бы меня сделать еще один шаг — допустить, что все животные и растения происходят от одного общего прототипа. Но аналогия может иногда быть неверным путеводителем. Тем не менее все живые существа имеют много общего в их химическом составе, в их клеточном строении, в законах их роста и в их чувствительности по отношению к вредным влияниям. Мы видим это даже в таком, казалось бы, незначительном факте, каково, например, одинаковое действие одного и того же

яда на растения и на животных или например действие яда насекомого, вызывающее уродливое образование галлов на шиповнике и на дубе. [10]У всех органических существ, за исключением, быть может, самых низших, половой процесс существенно сходен. У всех организмов, насколько в настоящее время известно, одинаков зародышевый мешок, так что все они начинают свое развитие от одного общего начала. Если мы даже остановимся только на двух главнейших подразделениях, именно на животном и растительном царствах, то некоторые низшие формы представляют в такой мере промежуточный характер, что натуралисты не раз спорили о том, к которому из двух царств их должно отнести. Как замечает проф. Эйса Грей, «споры и другие воспроизводительные тельца многих низших водорослей сначала ведут типически животный, а позднее несомненно растительный образ жизни».[10] Поэтому на основании принципа естественного отбора, сопровождаемого дивергенцией признаков, представляется вероятным, что от какой-нибудь подобной низкоорганизованной и промежуточной формы могли развиться как животные, так и растения; а если мы допустим это, мы должны допустить, что и все органические существа, когда либо жившие на земле, могли произойти от одной первобытной формы. [11]Но этот вывод опирается главным образом на аналогию, и несущественно, будет ли он принят или нет. Конечно, вполне возможно, как указывал м-р Дж. Г. Луэс, что при первоначальном возникновении жизни появилось много различных форм; но если это и было так, то мы можем заключить, что только немногие из них оставили по себе модифицированных потомков. В самом деле, как я только что заметил по отношению к членам каждого царства, каковы позвоночные, членистые и т. д., мы имеем ясное доказательство, вытекающее из их эмбриональных, гомологичных и рудиментарных структур, что в пределах данного царства все члены происходят от единственного предка.[11]

Когда воззрения, развиваемые мною в этой книге и м-ром Уоллесом, или аналогичные взгляды на происхождение видов сделаются общепринятыми, это будет сопровождаться, как мы смутно предвидим, глубоким переворотом в области естественной истории. Систематики по-прежнему будут заниматься своим делом, но они будут избавлены от постоянного, как призрак, преследующего их сомнения: должны ли они ту или иную форму признать за истинный вид. И это будет, говорю на основании личного опыта, немалым облегчением. Бесконечные споры о том, следует ли каких-то пятьдесят видов британских ежевик признать за хорошие виды, наконец, прекратятся. Систематикам только придется решать вопрос (не скажу, чтобы он был легок) — достаточно ли постоянна та или иная форма и достаточно ли она отличается от других форм, чтобы поддаваться определению; а если это определение возможно, то достаточно ли существенно различие, чтобы на основании его стоило установить видовое название. Это последнее соображение окажется гораздо более существенным, чем в настоящее время принято полагать, так как большинство натуралистов признают, что как бы ничтожно ни было различие между двумя формами, его достаточно, чтобы признать их видами, если только они не соединены промежуточными градациями.

Мы принуждены будем также признать, что единственное различие между видом и хорошо выраженными разновидностями заключается лишь в том, что последние, как достоверно известно или предполагается, связаны между собой в настоящее время промежуточными градациями, между тем как виды были связаны таким же образом в прежнее время. Отсюда, не отбрасывая того соображения, что в настоящее время существуют промежуточные ступени между двумя любыми формами, мы будем вынуждены взвешивать более тщательно и более ценить размеры действительного различия между ними. Весьма возможно, что формы, теперь обыкновенно признаваемые за разновидности, впоследствии будут признаны достойными особых видовых названий; и в таком случае язык науки и обыкновенная речь достигнут большего согласия. Словом, мы будем относиться к видам таким же образом, как относятся к родам те натуралисты, которые допускают, что роды — только искусственные комбинации, придуманные ради удобства. Многим такая перспектива, может быть, не улыбается, но зато мы навсегда освободимся от тщетных поисков за неуловленной до сих пор и неуловимой сущностью термина «вид».

Другие общие отделы естественной истории приобретут громадный интерес. Употребляемые натуралистами термины «родство, родственная связь, общность типа, отцовство, морфология, адаптивные признаки, рудиментарные и абортивные органы» и т. д. перестанут быть метафорами и получат ясный смысл. Когда мы перестанем смотреть на органическое существо, как дикарь смотрит на корабль, т. е. как на нечто превышающее его понимание; когда в каждом произведении природы мы будем видеть нечто, имеющее длинную историю; когда в каждом сложном строении или инстинкте мы будем видеть итог многочисленных приспособлений, каждое из которых полезно их обладателю, подобно тому как всякое великое механическое изобретение есть итог труда, опытности, разума и даже ошибок многочисленных тружеников; когда мы выработаем такое воззрение на органические существа, как неизмеримо — говорю на основании личного опыта — возрастает интерес, который представит нам изучение естественной истории!

Откроется громадное и почти непочатое поле для исследования причин и законов изменения, корреляции, действия употребления и неупотребления, прямого действия внешних условий и т. д. Возрастает в громадной степени значение изучения наших домашних форм. Новая разновидность, выведенная человеком, представится более любопытным и важным предметом изучения, чем добавление еще одного вида к бесконечному числу уже занесённых в списки. Наши классификации превратятся, насколько это возможно, в родословные, и тогда в действительности они представят нам то, что по праву можно будет назвать планом творения. Правила классификации несомненно упростятся, когда мы будем иметь в виду вполне определенную задачу. У нас не сохранилось ни родословных, ни гербов, и мы должны раскрывать и прослеживать многочисленные расходящиеся линии происхождения в наших естественных генеалогиях по любым признакам, которые долго наследовались. Рудиментарные органы будут безошибочно свидетельствовать о природе давно утраченных

структур. Виды и группы видов, которые мы считаем аберрантными и которые, пожалуй, можно назвать живыми ископаемыми, помогут нам составить себе картину древних форм жизни. Эмбриология раскроет нам нередко темное для нас строение прототипов каждого большого класса.

Когда мы получим уверенность в том, что все особи одного и того же вида и близкородственные виды большинства родов произошли на протяжении не очень отдаленного периода от одного предка и мигрировали из одного места их происхождения, когда мы лучше ознакомимся с разнообразными способами миграции, тогда при свете, который уже проливает и еще прольет геология на прошлые перемены в климате и уровне суши, мы, конечно, будем в состоянии превосходно проследить и прежние миграции обитателей всей земли.

Слава геологии, этой благородной науки, несколько померкнет вследствие крайней неполноты ее летописей. Земная кора с заключенными в ней остатками не может быть рассматриваема как богатый музей, а скорее как бедная коллекция, собранная наудачу и через долгие промежутки времени. Придется признать, что большие, богатые ископаемыми формации были обязаны своим образованием необычайному стечению благоприятных обстоятельств, а что пустые промежутки между последовательными ярусами соответствуют периодам громадной продолжительности. Но мы будем в состоянии оценивать продолжительность этих промежутков путем сравнения предшествующих и последующих органических форм. Мы должны соблюдать осторожность, признавая строгую одновременность двух формаций, не заключающих многочисленных идентичных видов, в силу общей преемственности форм жизни. Виды образуются и истребляются благодаря медленному действию и теперь еще существующих причин, а не в силу чудесных актов творения; к тому же наиболее существенными из всех причин, вызывающих органические изменения, являются те, которые почти не зависят от меняющихся и, быть может, внезапно меняющихся физических условий, именно взаимные отношения между организмами, и поэтому улучшение одного организма влечет за собой улучшение или истребление других; отсюда следует, что размеры изменения организмов, представляемые ископаемыми последовательных формаций, служат, по-видимому, хорошим мерилом относительного, если не абсолютного промежутка времени. Впрочем, некоторое число видов при совместном существовании может долгое время оставаться неизменным, между тем как за этот же период времени некоторые из этих видов могут стать модифицированными посредством миграции в новые страны и конкуренции с чуждыми организмами; поэтому мы не должны придавать слишком большого значения изменению организмов как мерилу времени.[12]

В будущем, я предвижу, откроется еще новое важное поле исследования. Психология будет прочно основана на фундаменте, уже прекрасно заложенном м-ром Хербертом Спенсером, а именно на необходимости приобретения каждого умственного качества и способности постепенным путем. Много света будет пролито на происхождение человека и на его историю.

Многие выдающиеся авторы, по-видимому, вполне удовлетворены воз-

зрением, что каждый вид был создан независимо. По моему мнению, с тем, что нам известно о законах, запечатленных в материи Творцом, более согласуется зависимость образования и исчезновения прошлых и настоящих обитателей земли от вторичных причин, подобных тем, которые определяют рождение и смерть особей. Когда я рассматриваю все существа не как результаты отдельных актов творения, а как прямых потомков немногих существ, живших задолго до отложения первых пластов кембрийской системы, они облагораживаются в моих глазах. Судя по прошлому, мы можем с уверенностью заключить, что ни один ныне живущий вид не передаст своего неизменного подобия отдаленному потомству. Из существующих же ныне видов только немногие оставят по себе потомство до отдаленного будущего, так как общая группировка всех органических существ указывает, что бо́льшая часть видов в каждом роде и все виды многих родов не оставили потомства, но окончательно вымерли. Мы можем даже настолько далеко пророчески заглянуть в будущее, чтобы предсказать, что наиболее обычные и широко распространенные виды, принадлежащие к обширным и доминирующим группам в пределах каждого класса, окончательно возьмут верх и породят новые доминирующие виды. Так как все современные формы жизни являются прямыми потомками тех, которые жили задолго до кембрийской эпохи, то мы можем быть уверены, что обычная последовательность поколений не была ни разу прервана и что никогда никакие катаклизмы не опустошали всю землю. Отсюда мы можем с доверием рассчитывать на безопасное и продолжительное будущее. И так как естественный отбор действует только в силу и ради блага каждого существа, то все качества, телесные и умственные, склонны развиваться в направлении совершенства.

Любопытно созерцать густо заросший берег, покрытый многочисленными, разнообразными растениями с поющими в кустах птицами, порхающими вокруг насекомыми, ползающими в сырой земле червями, и думать, что все эти прекрасно построенные формы, столь отличающиеся одна от другой и так сложно одна от другой зависящие, были созданы благодаря законам, еще и теперь действующим вокруг нас. Эти законы, в самом широком смысле: Рост и Воспроизведение, Наследственность, почти необходимо вытекающая из воспроизведения, Изменчивость, зависящая от прямого или косвенного действия жизненных условий и от употребления и неупотребления, Прогрессия возрастания численности — столь высокая, что она ведет к Борьбе за жизнь и ее последствию — Естественному Отбору, влекущему за собою Дивергенцию признаков и Вымирание менее улучшенных форм. Таким образом, из борьбы в природе, из голода и смерти непосредственно вытекает самый высокий результат, какой ум в состоянии себе представить, — образование высших животных. Есть величие в этом воззрении, по которому жизнь с ее различными проявлениями Творец первоначально вдохнул в одну или ограниченное число форм; и между тем как наша планета продолжает вращаться согласно неизменным законам тяготения, из такого простого начала развилось и продолжает развиваться бесконечное число самых прекрасных и самых изумительных форм.

КОММЕНТАРИЙ

Я. М. Галл, Я. И. Старобогатов

Заглавие «Происхождение видов» появилось только в 6-м издании. До этого книга называлась «О происхождении видов». Это произошло, по-видимому, потому, что Дарвин считал, что последовательные дополнения текста превратили предварительный очерк в законченную монографию.

Взятая в качестве эпиграфа цитата из Батлера появилась во 2-м издании.

ДОПОЛНЕНИЯ И ПОПРАВКИ К 6-му ИЗДАНИЮ [1]

При жизни Дарвина вышло шесть английских изданий книги. В каждое издание Дарвин вносил поправки и дополнения. Даже после выхода в 1872 г. 6-го издания он в одно из переизданий 1878 г. также внес некоторые поправки. Хронология этих изданий следующая.

Издание	Дата, подписанная Дарвином	Дата выхода в свет
1	1 октября 1859 г.	26 ноября 1859 г.
2		26 декабря 1859 г.
3	Март 1861 г.	26 апреля 1861 г.
4	Июнь 1866 г.	15 декабря 1866 г.
5	Май 1869 г.	7 августа 1869 г.
6	Январь 1872 г.	19 февраля 1872 г.

ИСТОРИЧЕСКИЙ НАБРОСОК РАЗВИТИЯ ВОЗЗРЕНИЙ НА «ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВИДОВ», ПРЕДШЕСТВОВАВШИХ ПУБЛИКАЦИИ 1-го ИЗДАНИЯ ЭТОГО ТРУДА

«Исторический набросок» впервые появился в 3-м издании 1861 г. и носил более краткий заголовок: «Исторический набросок развития воззрений на „Происхождение видов“».

[1] Ссылка на Аристотеля в подстрочном примечании впервые появилась в 4-м издании.

[2] Ссылка на работу Велаза появилась в 4-м издании.

[3] Интересная работа фон Буха, в которой изложены близкие к современным воззрениям идеи биологического вида и географического видообразования, впервые упомянута Дарвином в 4-м издании. О значении работ Буха для понимания процессов видообразования см.: Mayr E. The growth of biological thought. Cambridge, Mass., 1982. P. 411—412.

[4] Цитата из Лэкока впервые появилась в 4-м издании.

[5] Единственная ссылка на работы Бэра в «Историческом наброске» появилась в 4-м издании.

Таблица 2

Дополнения и поправки к 3-му изданию

2-е изд., с.	3-е изд., с.	Дополнения и поправки
12	12	Приведен случай корреляции окраски и чувствительности к яду
45	46	О невероятности обнаружения неожиданных и крупных модификаций формы
49	51	О развиваемой некоторыми современными натуралистами доктрине, что животные не склонны к вариации
54	56	Значение термина «доминирующий вид»
73, 95	76, 100	Расширен материал о зависимости фертильности клевера от посещения насекомыми
81	84	Приведены ответы на различные возражения против термина «естественный отбор»
84	89	О двух допущениях неопределенной и определенной величины вариации
102	107	Сила реверсии преувеличена
105	110	Ошибочная мысль о влиянии только времени в возникновении изменения
112	117	О случайном малоэффективном накоплении сходных вариаций без помощи отбора
126	133—143	О склонности организации к подвинутости. О сосуществовании в настоящее время высоко- и низкоорганизованных существ. — Трудности понимания того, как модифицировались простейшие существа на заре жизни. — Рассмотрены различные возражения. — О конвергенции. — О неограниченном увеличении числа видов
135	152	О наследовании увечий
137	154—157	Данные о слепоте пещерных животных расширены и исправлены
184	202	Расширен материал о земляном дятле
186, 187	205, 207	Расширен материал о модификации глаза
192	211	О яйценосных уздечках у усоногих
198	218	О влиянии малого упражнения и обилия пищи
212	232	О вариациях привычек у пчёл
231	252	Исправлены данные о толщине стенок сот у пчёл
235	256	О соответственных вариациях инстинкта и строения, не обязательно одновременных
269	291	Несколько расширены материалы о фертильности скрещивающихся разновидностей
285	308	Опущен расчет времени, необходимого для опустынивания Вельда. «Я убедился в его неточности в некоторых отношениях благодаря превосходной статье в „Saturday Review" от 24 декабря 1859 г.»
292	313	Об осадках, частично измененных в процессе опускания. — О полном разрушении всех формаций, которые должны были ранее покрывать гранитные области
298	321	О слабых модификациях, которые, по-видимому, претерпели поздние третичные формы
299	323	О природе промежуточных звеньев между прошлыми и современными видами, которые обнаружила и не обнаружила геология
303	328	О ранних переходных звеньях

Таблица 2 (*продолжение*)

2-е изд., с.	3-е изд., с.	Дополнения и поправки
304	329	Случай с ископаемыми следами птиц в Соединенных Штатах, добавленный во второе издание, вместо случая с китом, который сомнителен
319	346	Об ошибочности [мнения], что крупный размер и сила спасают животных от вымирания
336	363	Расширены материалы о степени развития ныне живущих форм сравнительно с древними
375	403	Приведены дополнительные факты о прежней деятельности ледника в Кордильерах Южной Америки
391	422	Во второе издание добавлено о скрещивании, поддерживающем птиц Мадейры и Бермуд неизменными
439	471	Добавлен раздел, по данным Бэра, об эмбриональном сходстве позвоночных животных
452	484	Во втором издании указано различие между зачаточным и рудиментарным органом
481	515	Во второе и настоящее [третье] издание добавлено о теологическом значении основного доказательства
484	519	О вероятности того, что все органические существа происходят от одной первоначальной формы

Таблица 3

Дополнения и поправки к 4-му изданию

3-е изд., с.	4-е изд., с.	Дополнения и поправки
XIV	XIV	Дана заметка о работе Велаза, в которой впервые предложено учение о естественном отборе применительно к человеку
XVI	XVII	Добавлена оценка взглядов проф. Оуэна и замечания о взглядах некоторых других натуралистов
18	18, 19	Добавлены факты о множественном происхождении и древности некоторых наших культурных растений и домашних животных
48	50	О диморфных и триморфных животных и растениях
50	53	М-р Уоллес о различных локальных формах на Малайском архипелаге
51	55	М-р В. Д. Уэлш о растительноядных разновидностях и видах
52	57	М-р Альфонс Декандоль об изменчивости рода дубов
99	107	Добавлено и исправлено об опылении клевера пчелами
138	146	Рассматриваются дополнительные возражения против теории естественного отбора
177	187	М-р Уэлш о единообразной изменчивости
182	192	Приведен поразительный случай полосатого жеребёнка

Таблица 3 (*продолжение*)

3-е изд., с.	4-е изд., с.	Дополнения и поправки
203	213	Сэр Лаббок о ныряющем перепончатокрылом насекомом
205	215	Исправлены и пополнены материалы о градации в структуре глаза
209	221	Приведены дальнейшие примеры о способах перехода
212	224	Добавлен материал об электрическом органе рыб
213	226	Фриц Мюллер об органах, сходных по функциям, но несходных по строению, что достигнуто в результате естественного отбора. Один и тот же результат часто достигается весьма разнообразными средствами
220	238	О красоте, достигаемой посредством естественного отбора
238	260	Более полно обсуждаются инстинкты кукушки
247	271	Проф. Уайман о неправильностях [строения] сот пчёл
260	284	Дополнительно иллюстрированы материалы о воспроизведении бесполых насекомых
276	301	О фертильности индийской горбатой породы рогатого скота при скрещивании с европейской
285	310	О стерильности межвидовых скрещиваний и невозможности получения гибридов путем естественного отбора
286	315	О ранней гибели эмбрионов при межвидовых скрещиваниях
288	320	Об особой стерильности диморфных и триморфных растений, проливающей свет на стерильность гибридов
323	359	Период, в течение которого виды подвергаются модификации, вероятно, короток сравнительно с периодом, когда они остаются неизменными
333	371	О Eozoon из лаврентийской формации Канады
364	402	О некоторых формах, не подвинувшихся в организации с очень отдаленного времени
393	432	О числе семян, содержащихся в маленьком кусочке земли
403	442	Значительно исправлено и дополнено общее обсуждение всемирного ледникового периода
422	465	Исправлены данные о количестве наземных птиц, обитающих на Мадейре
428	472	О наземных моллюсках, выдерживающих погружение в морскую воду
450	494	Фриц Мюллер о преувеличенной важности эмбриологических признаков для классификации
460	503	М-р Бейтс о миметических бабочках Южной Америки
470—482	517—533	Существенно расширено все обсуждение эмбриологии и развития, главным образом по работам Фрица Мюллера и сэра Дж. Лаббока

Таблица 4

Дополнения и поправки к 5-му изданию

4-е изд., с.	5-е изд., с.	Дополнения и поправки
XVII	XVII	Исправлена оценка взглядов проф. Оуэна на вид
8	8	О причинах изменчивости
44	45	Предел вариации при доместикации

Таблица 4 (*продолжение*)

4-е изд., с.	5-е изд., с.	Дополнения и поправки
103	104	О большом значении индивидуальных различий и незначительности единичных вариаций
117	120	Вагнер Мориц о важности изоляции в образовании вида
144	146	Фриц Мюллер о ланцетнике, не конкурирующем с высшими рыбами
148	150—157	Взгляды Бронна и Негели о признаках, которые важны с морфологической точки зрения, но не важны с физиологической и не подвержены действию естественного отбора
157	165	Исправлены причины изменчивости
259	266—277	Добавления об инстинктах кукушки
297	304	Дополнительные примеры растений, которые могут опыляться различными видами, но стерильные при собственной пыльце
324	331	Исправлено обсуждение диморфных и триморфных растений
327	333	Исправлено заключение о фертильности при скрещивании разновидностей в противоположность видам
330	336	Отсутствие фертильности при скрещивании разновидностей Verbascum
343	349	О субареальной денудации
344	352—354	О скорости субареальной денудации, измеряемой в годах, и вероятной скорости изменения видов
347	355	Отсутствие органических остатков в некоторых больших осадочных формациях
353	362	Промежуточные разновидности в пределах одной и той же формации
370	379	Возраст, пригодный для условий жизни на Земле
371	380	Об однодольном растении в кембрийской формации
394	402	Проф. Годри о промежуточном характере ископаемых млекопитающих Аттики. Проф. Хаксли о связующих формах между птицами и рептилиями
417	427	Д-р Гюнтер о большой доли общих рыб на противоположных сторонах Панамского перешейка
432	439	О перенесении семян саранчой
432	440	О живых семенах в земле, прилипших к ногам вальдшнепа
442	451—461	М-р Кроулл о чередовании ледниковых периодов в северном и южном полушариях и значение этого вывода для географического распространения
512	515	Проф. Геккель о филогении, или путях происхождения всех органических существ
517	520	Исправлены мелкие детали обсуждения по проблемам эмбриологии
534	536	М-р Луис о нефункционирующей структуре у личинки Salamandra. Слегка изменено все обсуждение рудиментарных органов
537	539	Проф. Вейсман о бесполезности идей, что рудименты дополняют схему природы
571	573	Обсуждение вопроса, появилась ли сначала одна или несколько форм жизни

Глава I

[1–1] Эта большая вставка впервые появилась в 5-м издании и свидетельствует о том, что вряд ли правы те историографы, которые полагают, что творческая эволюция Дарвина прямо шла в сторону большего принятия положений Ламарка.

[2–2] Раздел о спортах в 5-м издании несколько расширен; отмечено, что вариации, в том числе и спорты, могут возникать независимо от полового размножения.

[3] Во всех предшествующих изданиях вместо «коррелятивная вариация» стояло «корреляция роста».

[4] Этот раздел до 4-го издания был частью предыдущего и не имел собственного заглавия.

[5] Этот и следующий абзацы были существенно переработаны с целью выявления причин происхождения домашних животных.

[6] Вплоть до 3-го издания раздел назывался «О породах домашнего голубя».

[7] Абзац был включен в 5-е издание. Он свидетельствует о том, что Дарвин допускал почти безграничную изменчивость организмов. Это положение было исключительно важным для Дарвина, так как свидетельствовало о больших возможностях действия отбора.

Глава II

[1] В этой главе заголовки разделов появились лишь в 4-м издании. В первых изданиях были колонтитулы, соответствующие им.

[2] Два первых предложения из этого абзаца появились в 3-м издании. Скорее всего это был ответ Дарвина на критическое замечание Т. Хаксли. Сразу же после выхода в свет 1-го издания книги Дарвина Хаксли писал Дарвину, что он не согласен с воззрением на роль сальтаций в эволюции. В противовес мнению Хаксли Дарвин стал усиливать доказательства в пользу градуализма. Любопытно, что в 3-м издании Дарвин очень активно обсуждал вопрос о роли сальтаций в эволюции, привлекая материалы, которые были убраны в последующих изданиях. «Я не могу найти хорошие примеры видов в природе, демонстрирующие модификации структуры, напоминающие уродства, наблюдаемые у родственных форм. Если подобное встречается, то их сохранение будет обязано их преимуществу, так что естественный отбор и в этом случае будет играть роль. Известно много случаев, когда растения регулярно производят различающиеся побеги или же сильно различающиеся цветки на периферии и в центре зонтика и т. п., и если растение перестанет производить цветки одного вида, может неожиданно возникнуть большое изменение, влияющее на видовой признак, но тогда мы пока не знаем, какими ступенями и ради какой пользы растение производит два сорта цветков. В нескольких случаях культивируемые растения имеют цветки или плоды, слегка отличающиеся друг от друга, причем возникновение разновидностей было внезапным». В 4-м издании эти три предложения были изъяты. Вместо них добавлено несколько предложений, продолжающих этот абзац до конца раздела. Лишь самая последняя фраза в 4-м издании звучала иначе по сравнению с 5- и 6-м изданиями и выглядит так: «Если они и закрепляются в условиях скрещивания, их сохранение с необходимостью зависит от модификации, которая в некоторых отношениях полезна для животного, так что даже и в этом случае будет играть роль естественный отбор». Последние два предложения этого абзаца появились в 5-м издании и в слегка редактированном виде вошли в 6-е, без смысловых изменений.

[3] Заголовок этого раздела появился в 4-м издании. И, по-видимому, не случайно. Первые критики и рецензенты труда Дарвина не поняли и не приняли того большого значения, которое Дарвин отводил эволюционной роли индивидуальных различий. К подобным взглядам сам Дарвин пришел не сразу. Еще в очерке 1844 г. он не придавал столь важного значения индивидуальным различиям. Новая трактовка Дарвина сложилась в ходе систематических исследований по усоногим ракам и обобщения большого литературного материала. Дарвин пришел к радикально новым воззрениям, состоящим в том, что в природе существует большой запас изменчивости, который служит основным и неисчерпаемым материалом для действия естественного отбора.

[4–5] Весь абзац до конца раздела вставлен в 4-е издание и с небольшими поправками, не меняющими смысл текста, вошел в 6-е. В «Natural selection» (p. 103—133)

количество примеров, доказывающих существование большого запаса вариаций в природе, значительно больше.

[6-6] Начиная с этой фразы и до конца абзаца в 4-м издании появилась вставка.

[7-7] Весь абзац вставлен в 4-е издание.

[8-8] Это предложение было введено в 3-е издание, а в 4-м добавлено следующее за ним предложение.

[9-9] В первых трех изданиях предложение было короче. За ним следовал пример. «Я приведу только один пример — хорошо известной примулы Primula veris и P. elatior (во 2-м издании P. vulgaris и P. veris). Эти растения значительно различаются по внешнему виду, имеют различный вкус и издают различный аромат; цветут в разное время; произрастают в различных стациях; подымаются в горы на различную высоту; различаются по географическому распространению; и наконец, по данным многочисленных экспериментов, проведенных в течение нескольких лет столь тщательным наблюдателем, как Гертнер, они скрещиваются с большим трудом. Вряд ли мы можем пожелать лучшего доказательства того, что эти формы — хорошие виды. С другой стороны, они объединены множеством промежуточных звеньев, причем сомнительно, что эти звенья гибриды; и, таким образом, как мне кажется, поразительные размеры экспериментального доказательства показывают, что они происходят от общих родителей и, соответственно, должны рассматриваться как разновидности».

[10-10] Весь абзац вставлен в 4-е издание.

[11] Таблицы были опубликованы в «Natural selection» в 1975 г.

[12-12] Начиная с этого предложения и до конца раздела текст впервые появился в 3-м издании. Дарвин дал определение доминирующему виду, которое близко к современному.

[13] См. прим. 11 к этой главе.

Глава III

[1] Глава о борьбе за существование полностью отсутствовала в «Очерке 1844 года».

[2] Выражение Спенсера впервые появилось в 5-м издании.

[3-3] Этот пример впервые вставлен в 3-е издание.

Глава IV

[1] В 5-м издании прямо к заголовку добавлено выражение Спенсера «Выживание наиболее приспособленного».

[2-2] Пять последних подразделов были добавлены в 3-м издании и их заглавия внесены в этот перечень. с той лишь оговоркой, что в этом издании вместо раздела «Конвергенция признака» стоял подраздел «Рассмотрение возражений». В 5-м издании после упомянутого подраздела был введен подраздел «Единообразие некоторых признаков в силу их незначительности и неподверженности естественному отбору». В 6-м издании вместо упомянутых последних подразделов был введен подраздел «Конвергенция признаков».

[3-3] Это и следующее предложение было вставлено в 3-е издание.

[4-5] Весь абзац появился впервые в 3-м издании.

[5-5] Абзац вставлен в 3-е издание. Он имеет важное смысловое значение. Здесь, быть может, лучше всего выражена суть дарвинового градуализма. В последующих разделах эта мысль Дарвина получила дальнейшее развитие. Он показал приложимость принципа градуализма не только к объяснению происхождения разновидностей, но и к возникновению видов и надвидовых таксонов. К этому вопросу Дарвин неоднократно возвращался и в главе IX.

[6-6] Весь абзац появился в 6-м издании. Его появление, по-видимому, неслучайно. Многие критики Дарвина отмечали наличие неизбирательной массовой элиминации в природе, и это, якобы, делает неэффективным действие естественного отбора. Дарвин тонко подметил, что даже в условиях тотальной элиминации в ряде случаев возможно действие естественного отбора.

[7] В 1—3-м изданиях далее был следующий текст. «Даже без каких-либо изменений

в относительной численности животных, которыми питается наш волк, может родиться детеныш с врожденной наклонностью преследовать какие-то определенные виды жертв. Это нельзя считать очень невероятным; мы часто наблюдаем большие различия в естественных наклонностях наших домашних животных, например, один кот предпочитает ловить крыс, другой — мышей; один кот, согласно м-ру Сент Джону (St. John), приносит домой крылатую дичь, другой — зайцев или кроликов, а третий — охотится на болотах и почти каждую ночь ловит вальдшнепов или бекасов. Наклонность ловить крыс, а не мышей, как известно, наследуется. Теперь, если слабые врожденные изменения привычки или структуры благоприятствуют данному волку, он будет иметь лучшие шансы выжить и оставить потомство. Некоторые из его детенышей, вероятно, унаследуют те же самые привычки или структуру, и благодаря повторению этого процесса может сформироваться новая разновидность, которая вытеснит родительскую форму волка или будет сосуществовать с ней. Или, опять же, волки, обитающие в горных районах, и волки, чаще встречающиеся на низменностях, естественно, вынуждены охотиться за различными жертвами. И постоянное сохранение особей, более приспособленных к каждому из двух местообитаний, может привести к формированию двух разновидностей. Эти разновидности будут скрещиваться и смешиваться там, где они встречаются вместе, но к вопросу о скрещивании мы должны будем вернуться».

8–8 Весь этот текст вставлен в 5-е издание. Он заканчивался следующими предложениями, которые не вошли в 6-е издание. «Но к теме скрещивания мы еще должны будем вернуться. Это может вызвать возражение тех, кто недостаточно знаком с естественной историей, что длительное накопление индивидуальных различий не может дать начало таким частям или органам, которые мы так часто и называем. Но, как мы впоследствии увидим, трудно привести достаточно хороший пример действительно нового органа; даже в отношении столь сложного и совершенного органа, как глаз, можно показать градуальный переход к простой ткани, чувствительной к рассеянному свету».

9–9 Это предложение вставлено в 4-е издание.

10–10 Это предложение появилось в 4-м издании.

11–11 Предложение появилось в 5-м издании.

12–12 Предложение появилось в 4-м издании.

13–13 Это предложение появилось в 3-м издании. За ним следовало предложение, которое не вошло уже в 5-е издание. «Ненаследование какого-либо нового признака — это фактически то же самое, что и реверсия к признаку прародителей или более далеких предков, и нет сомнения, что тенденция к реверсии может часто сдерживать или предотвращать действие естественного отбора; но ее значимость была сильно преувеличена некоторыми авторами».

14–14 Это предложение появилось в 3-м издании.

15 В 1—4-м изданиях после этого было предложение, упущенное в последующих. «Локальная разновидность, возникшая таким образом, может впоследствии распространиться в другие районы».

16–16 Весь абзац вставлен в 3-е издание.

17 С 1-го по 3-е издание следовало предложение: «Следовательно, возникнут более новые места и конкуренция за их заполнение будет более суровой в более крупных, чем в малых и изолированных ареалах».

18–18 Предложение вставлено в 3-е издание.

19–19 Предложение вставлено в 4-е издание.

20–20 Этот текст появился в 6-м издании.

21–21 Фраза появилась в 3-м издании.

Глава V

1 В 1—4-м изданиях вместо «коррелятивная вариация» было «корреляция роста».

2–2 Это предложение добавлено в 6-е издание; вместо этого в 1-м издании было: «Можно привести несколько других подобных случаев. Факт, когда разновидности одного вида, если они распространены в зоне обитания другого, часто приобретают в очень малой степени признаки последнего, соответствует нашему взгляду, что всевозможные виды — это всего лишь хорошо выраженные и устойчивые разновидности. Таким об-

разом, виды моллюсков, приуроченные к тропическим и мелководным морям, как правило, ярче окрашены, чем в холодных и глубоких морях. Птицы, обитающие на континентах, согласно м-ру Гулду (Gould), ярче, чем островные. Виды насекомых, обитающие у берега моря, как знает каждый собиратель, более мрачных [тонов] и с большим металлическим блеском. Растения, живущие исключительно на берегу моря, очень склонны иметь мясистые листья. Тот, кто верит в сотворение каждого вида, должен утверждать, что эти моллюски, например, были сотворены яркими для теплого моря, однако эти моллюски стали яркими благодаря изменчивости, когда они распространились в более теплые и мелкие воды». В 5-м издании конец фразы был иным: «. . .утверждать, что эги насекомые, например, были сотворены с металлическим блеском, поскольку были предназначены к жизни близ моря, однако эти насекомые приобрели металлический блеск благодаря изменчивости, когда они достигли морского берега».

[3] После этой фразы в 1—4-м изданиях было: «Подобные факты показывают, как косвенно должны действовать условия жизни».

[4] В 1—4-м изданиях абзац завершался фразой: «Косвенно, как уже отмечалось, они, по-видимому, играют важную роль, влияя на репродуктивную систему и тем самым вызывая изменчивость, и естественный отбор будет тогда накапливать все благоприятные, однако, слабые вариации до тех пор, пока они не станут ясно выраженными и заметными для нас». Начало следующего абзаца, первые две фразы, впервые появились в 4-м издании.

[5] В 1—2-м изданиях после этого было: «Тем же самым способом, как на Мадейре, крылья у одних насекомых увеличились, а у других уменьшились благодаря естественному отбору, подкрепляемому употреблением и неупотреблением; так и в случае пещерной крысы (caverat), естественный отбор, по-видимому, в борьбе с недостатком света привел к возрастанию размера глаз. Тогда как у других обитателей пещер неупотребление их, по-видимому, тоже результат его работы».

[6-6] Эта и следующая фразы впервые появились в 3-м издании.

[7] В 1—5-м изданиях этот раздел заканчивался предложением: «Таким образом, рудиментарные части предоставлены свободной игре различных законов роста, воздействию длительного неупотребления и тенденции к реверсии».

[8] В 1—5-м изданиях после этого предложения стояло: «Далее следует отметить, что эти изменчивые признаки, созданные человеком путем отбора, иногда бывают связанными по причинам, нам неизвестным, более с одним полом, чем с другим, обычно они связаны с мужским полом, как в случае серёжки у почтовых голубей и увеличенного зоба у голубя-дутыша».

[9-9] Эта и следующая фразы впервые появились в 3-м издании.

[10-10] Эта и следующая фразы впервые появились в 4-м издании.

[11] В 5-м издании после этого была вставлена фраза: «Способность признаков долго оставаться скрытыми можно понять, исходя из гипотезы пангенезиса, которую я изложу в другой работе». В 6-м издании она убрана.

[12-12] Эта фраза впервые появилась в 4-м издании.

Глава VI

[1] После этого в 1—4-м изданиях было: «Эти случаи происходят редко и через огромные интервалы времени. Если дно моря остается неподвижным или поднимается или же когда отлагается мало осадков, получаются пробелы в нашей геологической истории».

[2] В 1-м издании после этой фразы было: «Даже в таких крайних случаях, как этот, если поступление насекомых было постоянным и если более приспособленного конкурента в стране еще не было, я не вижу трудности в образовании под действием естественного отбора породы медведей, более водных по строению и привычкам и с более крупной пастью, вплоть до появления существа столь уродливого, как кит».

[3] Эта и две следующие фразы впервые появились в 3-м издании.

[4-4] Эта фраза впервые появилась в 4-м издании. Род ныне называется Caraphractus.

[5] В 1—3-м изданиях после этой фразы было: «Среди ныне живущих позвоночных мы находим лишь малое число градаций в строении глаза, а о [глазе] вымерших видов

по строению головы мы не можем узнать ничего. В этом обширном классе мы должны, вероятно, опуститься в наиболее нижние слои, содержащие ископаемые остатки, для того чтобы найти ранние этапы, через которые глаз приобретал совершенство». Следующие 7 фраз впервые появились в 4-м издании.

6–6 В 1-м издании эта фраза звучала так: «у Articulata мы можем начать ряд со зрительного нерва, просто покрытого пигментом и без каких-либо иных приспособлений, а от этой низкой стадии многочисленные градации строения, как можно показать, разойдутся по двум фундаментально разным линиям до тех пор, пока мы не достигнем относительно высокой стадии совершенства». В 3-м издании эта фраза была разбита на две и ко второй добавлена третья. «В обширном царстве Articulata мы можем начать со зрительного нерва, просто покрытого пигментом, который иногда образует род зрачка, но лишенного линзы или иного оптического прибора. От этого зачаточного глаза, который может отличать свет от темноты и ничего кроме, началось продвижение в сторону совершенствования по двум направлениям строения, которые Мюллер считал фундаментально разными, а именно: первое — к стеммам, или так называемым „простым глазкам", у которых есть хрусталик и роговица, и второе — к „сложным глазам", которые, по-видимому, действовали прежде всего путем исключения всех лучей, исходящих от каждой точки наблюдаемого объекта, за исключением тех, которые поступают перпендикулярно выпуклой сетчатке. В сложном глазу наряду с бесконечными различиями в форме, пропорциях, числе и положении прозрачных конусов, покрытых пигментом и работающих путем исключения, мы имеем дополнительно более или менее концентрирующий аппарат; поэтому в глазу Мелье фасетки глаза „слегка выпуклые как снаружи, так и изнутри, т. е. линзовидные"». Вторая из этих фраз была убрана в 5-м издании, а третья — уже в 4-м. Далее в 3-м издании следовало: «У многих ракообразных две роговицы — наружная цельная и внутренняя, разделенная на фасетки, внутри которых, как говорит Мильн-Эдвардс, „развиваются вздутые линзы", и иногда эти линзы могут быть обособлены в слой, отдельный от роговицы». Эта фраза была убрана в 5-м издании.

7–7 Эта фраза впервые появилась в 3-м издании.

8–8 Эта фраза впервые появилась в 5-м издании, а две следующие — в 6-м.

9–9 Эта и следующая фразы впервые появились в 4-м издании.

10–10 Эта фраза впервые появилась в 3-м издании, а следующая — в 4-м.

11–11 Эта фраза впервые появилась в 4-м издании.

12–12 Этот абзац (вплоть до конца раздела) впервые появился в 6-м издании.

13 В 4-м издании после этой фразы было: «Как отметил Оуэн, существует значительная аналогия между ними и обычными мускулами в характере работы, во влиянии на них нервных окончаний и стимуляторов, таких как стрихнин, и, как многие считают, в шаткой структуре». Эта фраза была в 6-м издании исключена.

14–14 Эта фраза впервые появилась в 4-м издании, а следующие две, дополняющие ее, — в 6-м; далее идет фраза, появившаяся впервые в 4-м издании.

15–15 Эта и следующие три фразы появились впервые в 4-м издании.

16–16 Эта и следующие девять фраз, посвященных глазам головоногих, появились только в 6-м издании.

17–17 Следующие 6 абзацев появились впервые в 4-м издании, причем начало третьего абзаца (первые три фразы) вставлены уже в 6-м издании.

18 В 1-м издании за этой фразой следовало: «Влияние полового подбора, приводящего к красоте для привлечения самок, только с довольно большой натяжкой можно назвать полезным». Эта фраза была исключена в 4-м издании.

19–19 Следующие два абзаца впервые появились в 4-м издании, причем там вместо последних трех фраз, добавленных только в 6-е издание, было: «Мы можем иногда прямо указать непосредственную причину передачи украшения только через самцов: у фазаньих кур (pea-hen) с длинными хвостами у самцов птица при таком хвосте не была бы способна хорошо высиживать яйца, и угольно-черная самка глухаря была бы много более заметна на гнезде и более подвержена опасности, чем при существующем скромном наряде».

Глава VII

1 Эта глава была создана в ходе подготовки последующих изданий «Происхождения видов». Уже в 3-м издании Ч. Дарвин включил в IV главу некоторые свои соображения по поводу возражений, выдвинутых современными ему биологами против

теории естественного отбора. В 4-м издании эти соображения были несколько дополнены и выделены в особый предпоследний раздел IV главы «Рассмотрение различных возражений» [или дословно: «Рассматриваются различные возражения»]; существенные дополнения в этот раздел были внесены и в 5-м издании. Однако основной разбор всех возражений был сделан при подготовке 6-го издания — он занял столь значительный объем, что весь материал пришлось выделить в самостоятельную главу. Здесь мы даем полный перевод раздела из 4-го и 5-го изданий, отмечая попутно те фразы, которые появились в 3-м [3-е издание]. «Я рассмотрю здесь несколько различных возражений, которые были выдвинуты против моих взглядов, это может прояснить некоторые из предыдущих рассуждений [далее в 4-м издании], но было бы бесполезным обсуждать их все, поскольку они сделаны авторами, не потрудившимися понять мои взгляды. Так, известный немецкий натуралист недавно заявил, что слабейшая часть моей теории в том, что я считаю все живые существа несовершенными, тогда как я в действительности сказал, что все [они] не столь совершенны, как могли бы быть в отношении тех условий, в которых они живут, и это показано существованием многочисленных природных форм, уступающих свои места во многих странах света вселяющимся и натурализовавшимся иноземным формам. Ни одно живое существо, даже если оно какое-то время совершенно приспособлено к своим условиям жизни, не остается приспособленным, когда эти условия медленно изменяются, и никто не может оспорить того, что физические условия в каждой стране, равно как и число и вид ее обитателей подвержены изменениям. Опять же один французский автор в противоречие со всем смыслом этой книги полагает, что, согласно моим воззрениям, виды претерпевают большие и резкие изменения, и далее он с торжеством спрашивает, как это возможно, имея в виду, что подобные модифицированные формы должны были бы скрещиваться с многочисленными формами, оставшимися неизменными. Нет сомнения, что мелкие изменения или вариации, которые встречаются, непрерывно тормозятся скрещиванием, но постоянное существование разновидностей в одной и той же местности вместе с родительским видом показывает, что скрещивание не обязательно предотвращает их образование; еще более часты случаи локальных форм или географических рас, когда скрещивание не может играть роли. Следует также иметь в виду, что потомство от скрещивания модифицированного и немодифицированного видов имеет тенденцию наследовать частично признаки обоих родителей, и естественный отбор сохранит даже слабое приближение к тому изменению строения, которое благоприятно. Кроме того, потомство от подобного скрещивания из-за частичного наличия той же конституции, что и у модифицированного родителя, и из-за того, что он находится в тех же условиях, будет много более подвержено варьированию или модифицированию в том же направлении, чем другие особи того же вида [последние три предложения в 5-м издании были исключены]. Было показано, что ни одно из известных нам животных и растений Египта не изменилось за прошедшие 3000 лет. И, вероятно, ни одно не модифицировалось в других частях света. Многие животные, остававшиеся неизмененными до начала ледникового периода, оказались в несравненно более суровых условиях, когда они были подвержены значительным изменениям климата и мигрировали на далекие расстояния; в Египте же за 3000 лет условия жизни, насколько мы знаем, оставались абсолютно постоянными. Факты отсутствия модификаций или слабых изменений после ледникового периода могли бы быть в некоторой степени полезны против тех, кто считает существующим врожденный и необходимый закон развития, но бессильны против доктрины естественного отбора, который подразумевает только, что случайно появляющиеся вариации одного вида и только в том случае, когда они благоприятны, сохраняются, но это случается только за длинные отрезки времени после изменения условий в каждой стране. Как удачно заметил м-р Фосетт (Faucett): „Что можно подумать о человеке, который доказывает, что поскольку он может доказать, что Монблан и другие альпийские пики имели точно ту же, как и ныне, высоту 3000 лет назад, следовательно, эти горы никогда не испытывали медленного поднятия, и что высота других гор в других частях света не возрастала ни в малой степени?“ [В 5-м издании эта фраза исключена].

Следует отвергнуть вопросы, почему, если естественный отбор столь могуществен, тот или иной орган ныне не модифицирован или не улучшен? Почему хоботок медоносной пчелы не удлинился настолько, чтобы доставать нектар в цветках красного клевера? Почему страус лишен способности летать? Но [имея в виду] возможность, что

эти органы случайно изменились в нужном направлении и что прошло время, достаточное для медленной работы естественного отбора, замедленного возможным скрещиванием и тенденцией к реверсии, кто может считать себя хорошо осведомленным в естественной истории какого-либо из живых существ, чтобы сказать, ведут ли те или иные частные изменения к преимуществу [этого существа]? Можем ли мы быть уверенными, что длинный хоботок не является недостатком для медоносной пчелы, когда она высасывает более обычные мелкие цветки? Можем ли мы быть уверенными, что длинный хоботок не приведет благодаря ростовым корреляциям к возрастанию размеров других ротовых частей, возможно, ведущему к ухудшению тонкой работы по построению сотов? В случае страуса простым рассуждением (moment's reflection) можно показать, что для получения силы, способной нести в воздухе его громадное тело, необходимо огромное количество пищи для этой пустынной птицы. Но подобные необдуманные возражения едва ли заслуживают внимания.

Знаменитый палеонтолог проф. Бронн в немецком переводе этой книги выдвинул различные хорошие возражения против моих взглядов, а также другие замечания в пользу них. Из возражений некоторые представляются мне несущественными, некоторые связаны с недопониманием, а несколько, между прочим, упомянуты в разных частях этого тома. Исходя из ошибочного предположения, будто я считаю, что все виды данного региона изменяются в одно и то же время, он спрашивает, почему все живое не представляет собой флуктуирующее и невероятно смешанное образование? Но для нас достаточно, что лишь несколько форм в какое-то время изменчивы, и в этом случае мало о чем можно спорить. Он спрашивает, как, исходя из принципа естественного отбора, разновидность может в изобилии жить бок о бок с родительским видом; предполагается, что разновидность в ходе ее образования должна была вытеснить промежуточные формы между нею и родительским видом, но не вытеснила сам родительский вид, с которым она живет совместно. [Эта часть абзаца в 5-м издании была заменена следующей фразой]: Знаменитый палеонтолог Бронн в послесловии к немецкому переводу этой книги спрашивает, как, имея в виду принцип естественного отбора, разновидность может жить бок о бок с родительским видом. [Далее по 3-му изданию]. Если разновидность и родительский вид становятся приуроченными к несколько различным условиям жизни, они могут обитать совместно, хотя у животных, которые подвижны и свободно скрещиваются, разновидности почти всегда приурочены к разным местообитаниям. Но относительно разновидностей растений и низших животных: часто ли они встречаются в изобилии совместно с родительскими формами? [Это предложение исключено в 5-м издании]. Не обсуждая полиморфные виды, у которых бесчисленные разновидности, по-видимому, не являются ни благоприятными, ни неблагоприятными для вида и не закрепляются, и не обсуждая временные вариации, такие как альбинизм и т. п., по моему убеждению, разновидность и предполагаемый родительский вид обычно населяют различные стации — горы и низину, сухие и влажные участки — или разные районы.

Проф. Бронн, опять же, справедливо замечает, что разные виды отличаются друг от друга не единичными признаками, а их множеством, и спрашивает, как может естественный отбор влиять одновременно на многие детали организации. Вероятно, весь комплекс различий подвергается воздействию не одновременно, и, кроме того, неизвестные законы корреляции определенно должны, хотя бы частично, объяснить многочисленные одновременные модификации. [Далее 5-е издание]. Но вовсе нет никакой необходимости считать, что все части [организма] модифицируются одновременно; эти изменения могут происходить одно за другим, и, передаваясь вместе, они кажутся нам образовавшимися одновременно. Корреляция, однако, ответственна за изменение различных частей тогда, когда изменяется какая-то одна часть [3-е издание]. Так или иначе мы наблюдаем у наших домашних животных тот же самый факт: хотя наши домашние животные могут сильно отличаться по некоторому органу от других пород того же вида, но и другие особенности организации всегда оказываются в некоторой степени отличными. [В 5-м издании эта фраза звучала так]: Доказательства этого мы видим на наших домашних породах, которые, хотя и могут резко различаться по какому-то отбираемому признаку, всегда отличны в некотором отношении и по другим признакам. [Далее 3-е издание]. Проф. Бронн также поразительно эффектно спрашивает, как на примере родов мышей или зайцев естественный отбор оказался ответственным за [существование] нескольких видов (я могу добавить: происшедших

от предка с неизвестными особенностями), имеющих длинный или короткий хвост, длинные или короткие уши и мех различной окраски; как он оказался ответственным за [существование] одного вида растений с острыми и других с тупыми листьями. [В 5-м издании эта фраза существенно изменена и начинается с абзаца]: Бронн, опять же, спрашивает, как естественный отбор мог оказаться ответственным за различия между видами, которые, по-видимому, не служат этим видам, [отличия] такие, как длина ушей и хвоста или складки эмали зубов некоторых видов зайцев и мышей [3-е издание]. Я не могу дать определенного ответа на эти вопросы. Но я могу спросить в ответ, где эти различия, бесцельно созданные, в доктрине независимого творения? Они могли бы сформироваться благодаря корреляции роста путем естественного сохранения полезных или коррелированных вариаций. Я убежден в доктрине происхождения путем модификаций, несмотря на то, что то или иное конкретное изменение структуры не может быть ответственно за [все изменения], поскольку эта доктрина объединяет и объясняет многие общие природные явления, как мы это увидим в последующих главах. [Три последние предложения были убраны в 5-м издании. В нем далее следует]: В отношении растений этот предмет недавно обсуждался Негели в его превосходном очерке. Он отмечает, что естественный отбор влиял сильно, но настаивает на том, что семейства растений отличаются друг от друга главным образом морфологическими особенностями, которые, по-видимому, почти неважны для благоденствия вида. Он, соответственно, убежден в [существовании] врожденной тенденции к совершенствованию или прогрессивному развитию. Он отмечает расположение клеток в тканях и листьев на оси [растения] как случаи, в отношении которых естественный отбор едва ли мог играть роль. К этому можно добавить численные соотношения частей цветка, положение семяпочек, форму семян, если она бесполезна для их распространения, и т. п. Проф. Вейсман, обсуждая очерк Негели, считает ответственным за такие различия природу организма, варьирующего под действием определенных условий, и это то же самое, что я назвал прямым и определенным действием условий жизни, заставляющим все или почти все особи одного и того же вида варьировать одинаковым образом. Если мы вспомним такие случаи, как образование более сложных жабр и некоторые уродства, которые не могут быть объяснены реверсией, сцеплением и т. п., и резкие сильно выраженные отклонения в структуре, такие как появление махровой розы на обычной розе, мы должны отметить, что организация особи способна благодаря присущим ей законам роста претерпевать в некоторых условиях значительные модификации независимо от постепенной кумуляции слабых врожденных модификаций. В этой главе были приведены различные морфологические различия, к которым мы еще вернемся, но многие различия могут в настоящее время быть очень полезными или ранее могли быть таковыми, хотя мы не можем понять их назначение, и на них действовал естественный отбор. Еще большее число морфологических различий могут определенно рассматриваться как неизбежный результат воздействия ограниченности или избыточности пищи, ранее образовавшейся части, влияющей на часть, развивающуюся позже, корреляции и т. д. — путем других адаптивных изменений, через которые все виды должны пройти на длинном пути происхождения и модификации.

Никто не будет утверждать, что мы уже знаем назначение всех частей какого-либо растения или функцию каждой клетки в каком-то органе. Пять или шесть лет назад бесконечные частности строения цветка орхидей, крупные гребни и валики и взаимное расположение различных частей рассматривались как бесполезные морфологические различия, но ныне мы знаем, что они играют большую роль и должны были находиться в сфере действия естественного отбора. Никто в настоящее время не может объяснить, почему листья на побеге расположены по отношению друг к другу под определенным углом, но мы можем видеть, что такое расположение связано с их размещением на равных расстояниях от [других] листьев, и мы можем с достаточным основанием предполагать, что впоследствии, возможно, будет показано, что добавление новых листьев к сжатому побегу в почке столь же закономерно, как и углы в ячейке пчелиного сота, определяемые способом, которым насекомые выполняют совместную работу.

В некоторых группах растений семяпочки поднятые, в других подвешенные, а у некоторых растений внутри одного и того же гнезда завязи одна семяпочка поднятая, а другая подвешенная. Эти положения с первого взгляда кажутся чисто морфологическими [особенностями], не имеющими физиологического значения, но д-р Гунер (Hooper) сообщил мне, что в одной и той же завязи бывают оплодотворены в разных случаях

только верхние семяпочки, а в других — только нижние, и он полагает, что это, вероятно, зависит от направления, по которому входят пыльцевые трубки. Если так, положение семяпочек, даже если одни поднятые, а другие подвешенные, должно следовать из отбора слабых отклонений в их положении, которые могли благоприятствовать их оплодотворению и продукции семян.

Некоторые растения, принадлежащие к разным отрядам, производят цветки двух типов: одни открытые, обычного строения, другие закрытые и недоразвитые. В последних лепестки почти всегда редуцированы до рудиментов; пыльцевые зерна уменьшены в диаметре, пять из чередующихся тычинок рудиментарны у Onanis columnae, а у некоторых видов Viola в таком состоянии находятся три тычинки, тогда как две сохраняют свою функцию, будучи очень малого размера. В 6 из 30 закрытых цветков „индийской фиалки“ уменьшено число чашелистиков от нормального числа пяти до трех. В одной из секций [семейства] Malpighiaceae закрытые цветки, согласно А. де Жюсье (A. de Jussieu), еще более модифицированы: пять тычинок, расположенных против чашелистиков, абортированы и развита лишь шестая, расположенная против лепестка; эта последняя тычинка отсутствует в нормальных цветках этого вида; столбик абортирован, и число гнезд завязи уменьшено с трех до двух. У всех упомянутых выше растений мелкие закрытые цветки играют большую роль, поскольку они дают с совершенной надежностью и с расходом крайне малого количества пыльцы или другой организованной материи большое количество семян, тогда как развитые цветки позволяют случайно скрещиваться с другими особями. Таким образом, эти изменения могли быть и несомненно были результатом действия естественного отбора, и я могу добавить, что почти все переходы между нормальными и недоразвитыми цветками могут иногда быть найдены на одном и том же растении.

В отношении модификаций, которые неизбежно следуют из других изменений — через недостаточность или избыточность пищи, через давление и другие неизвестные влияния, здесь я приведу только несколько кратких примеров. У испанского каштана и некоторых елей, согласно Шахту (Schacht), угол расхождения листьев может быть разным на почти горизонтальных и вертикальных ветвях. У руты обыкновенной и некоторых других растений один цветок, обычно центральный или терминальный, раскрывается первым и имеет пять чашелистиков и лепестков и пять гнезд завязи, в то время как другие цветки на этом растении тетрамерны. У британской Adoxa самый верхний цветок, как правило, имеет две лопасти чашечки с другими тетрамерными органами, тогда как соседние цветки имеют обычно три лопасти чашечки, а другие органы пентамерные, и это различие, по-видимому, происходит от того, как эти цветки оказываются тесно упакованными вместе. У многих Compositae и Umbelliferae и некоторых других растений венчик краевых цветков более развит, чем у центральных, и это, вероятно, результат естественного отбора, чтобы все цветки стали много более заметными для тех насекомых, которые полезны или даже необходимы для их опыления. В связи с более сильным развитием венчика репродуктивные органы часто более или менее абортированы. Есть и более занятный факт, что семянки или семена из периферических и центральных [цветков] иногда сильно различаются по форме, окраске и другим признакам. У Carthamus и некоторых других Compositae только центральные семянки снабжены хохолком, а у Hioseris одна и та же корзинка производит семянки трех различных типов. У некоторых Umbelliferae внешние семена, согласно Таушу (Tausch), ортоспермные, а центральные — целоспермные, и это отличие рассматривалось Декандолем, как имеющее высшее таксономическое значение в пределах семейства. Если в подобных случаях, как и во всех предыдущих, листья, цветки, плоды и т. д. на одном и том же растении находились бы точно при одних и тех же внешних и внутренних условиях, все они, без сомнения, должны были бы иметь одни и те же морфологические признаки, и совершенно ясно, что тут не следует призывать на помощь принцип прогрессивного развития. В отношении мелких закрытых цветков, равно как и многих деградировавших паразитических животных, если мы примем, что это необходимо, мы должны были бы привлечь врожденную тенденцию к регрессивному развитию.

Можно привести много примеров морфологических признаков, значительно варьирующих у растений одного и того же вида, произрастающих рядом и даже у одной и той же особи растения; некоторые из этих признаков считаются важными в таксономическом отношении. Я обращу внимание на несколько случаев, которые вспомнились

мне в первую очередь. Нет надобности приводить примеры цветков одного и того же растения, которые [могут быть] либо тетрамерными, либо пентамерными, и т. д. Но если число частей мало, вариации числа во всех случаях сравнительно редки. Я могу отметить, что, согласно Декандолю, цветки Papaver bracteatum бывают с двумя чашелистиками при четырех лепестках (и это обычный тип с маковыми головками) или с тремя чашелистиками и шестью лепестками. Способ, которым лепестки сложены в бутоне, у большинства групп является постоянным морфологическим признаком, но проф. Эйса Грей установил, что у некоторых видов Mimulum [почкосложение] столь же часто бывает сходным с таковым у трибы Rhihanthidae, как и трибы Antirrhinidae, куда входит этот род. Огюст Сент-Илер приводит следующие примеры: род Zanthoxylon принадлежит к тому подразделению Rutaceae, которое имеет одногнездную завязь, но у некоторых видов могут быть найдены цветки на одном и том же растении и даже в одной метелке как с одним, так и с двумя гнездами. У Helianthemum коробочка описывается как одногнездная или трехгнездная, а у H. mutabile имеется одна более или менее крупная пластинка между перикарпом и плацентой. В цветках Saponaria officinalis д-р Мастерс (Masters) также нашел примеры как краевой, так и свободной центральной плацентации. Наконец, Сент-Илер нашел у южной окраины ареала Gomphia oleaeformis две формы, в отношении которых он сперва не сомневался, что это разные виды, но впоследствии увидел их растущими на одном кусте.

На примере этих растений не следует ли сказать, что они были выявлены в ходе продвижения к высшей стадии развития? Напротив, я должен заключить о подобных признаках, варьирующих столь сильно, что они крайне маловажны для самих растений, как бы ни были они важны для нас в наших классификациях. Хотя мы почти ничего не знаем о побудительных причинах каждой модификации, из того, что мы знаем об отношении изменчивости к меняющимся условиям, представляется вероятным, что в определенных условиях одна структура должна преобладать над другой и поэтому могла быть представлена постоянно или почти постоянно. Из самого факта [существования] подобных различий, которые неважны для благоденствия вида, [следует], что если бы слабые уклонения, которые встречались, не были усилены или накоплены естественным отбором, то они подлежали бы исчезновению в результате случайного скрещивания разных особей. Структура, которая развилась в результате длительного отбора, когда перестает быть полезной для вида, обычно становится изменчивой, как мы видели на [примере] рудиментарных органов; она более не регулируется силой отбора, но, с другой стороны, когда из-за природы организма или из-за изменения условий возникли модификации, несущественные для благополучия вида, они могли быть и часто были переданы в том же самом виде многочисленным модифицированным в других отношениях потомкам. Волосы были переданы почти всем млекопитающим, перья — всем птицам и чешуя — всем настоящим рептилиям. Структуре, какова бы она ни была общей многим родственным формам, придается нами высокое таксономическое значение и, соответственно, она принимается нами как имеющая большое значение для жизни вида. Таким образом, я склонен считать, что те морфологические различия, которые мы рассматриваем как важные, такие как листорасположение, подразделение завязи, положение семяпочек и т. п., сначала проявляют во многих случаях варьирование, но рано или поздно становятся почти константными под действием природы организма или внешних условий, равно как и под действием скрещивания; эти морфологические признаки не влияют на благополучие вида, и любые слабые уклонения в них не подвержены воздействию или накоплению под действием естественного отбора. Мы, таким образом, пришли к странному результату, а именно, что признаки малой жизненной важности для вида являются наиболее важными для систематика, но, как мы увидим далее, если мы будем пользоваться генетическим принципом классификации, он не будет столь парадоксальным, как кажется на первый взгляд. Наконец, что бы ни думали об этом взгляде, ни один из приведенных выше примеров, насколько я могу судить, не содержит фактов, дающих какие-либо доказательства [существования] врожденной тенденции к совершенствованию или прогрессивному развитию.

Глава VIII

[1–1] В 1-м издании после этой фразы было: «Выражение „Природа не делает скачков“ в равной мере приложимо к инстинктам, как и к органам тела». Во 2-м издании фраза была опущена.

[2–2] Эта фраза впервые появилась в 3-м издании.

[3–3] Это и четыре последующих предложения появились впервые в 3-м издании.

[4–4] Это и два следующих предложения появились впервые в 5-м издании.

[5–5] Следующие два абзаца впервые появились в 4-м издании, а следующий за ними — в 6-м.

[6–6] Последнее предложение появилось впервые в 4-м издании.

[7] С 1-го по 5-е издание после этой фразы стояло: «Мы можем далее предполагать. благо это нетрудно, что после шестиугольных призм, сформированных пересечением соседних шаров в одном и том же слое, она может продолжить шестиугольник на некоторую необходимую высоту (длину) для хранения запаса мёда, таким же образом как примитивный шмель достраивает цилиндры из воска к круглому основанию своего старого кокона». В 6-м издании эта фраза опущена.

[8] В 1-м издании после этой фразы было: «В равной мере мыслимо, что насекомое может, фиксируясь на точке начала ячейки и затем двигаясь наружу сначала к одной точке, затем к пяти остальным на одинаковых расстояниях от центральной точки и одна от другой, найти плоскость пересечения и таким образом создать изолированный шестиугольник; но я не знаю, наблюдался ли подобный случай и какая польза может быть от постройки одного шестиугольника, поскольку на это требуется больше материала, чем на цилиндр». В 4-м издании эта фраза опущена.

[9–9] Эта и 10 последующих фраз впервые появились в 3-м издании.

[10–10] Эта и следующая фразы впервые появились в 4-м издании.

[11–11] Следующий абзац впервые появился в 4-м издании.

[12] В 1-м издании после этой фразы стояло: «И природа, как я верю, осуществила это удивительное разделение труда в сообществах муравьев путем естественного отбора». В 4-м издании эта фраза опущена.

Глава IX

[1] Заголовки и их части: «Не кумулированные естественным отбором» и «Диморфизм и триморфизм» вставлены в 4-м издании.

[2] В 4-м издании после этой фразы было: «Важность того факта, что гибриды первого поколения и гибриды вообще, как правило, стерильны, я думаю, сильно недооценивалась рядом поздних исследователей». Фраза появилась в 1-м издании, но без слов «гибриды первого поколения», а в 5-м издании она была исключена.

[3] В 1-м издании после этого было: «В отношении этих растений было установлено, что семена получаются при опылении пыльцой другого вида, хотя растение почти стерильно при опылении собственной пыльцой, несмотря на то, что собственная пыльца вполне пригодна для оплодотворения другого вида». В 5-м издании эта фраза исключена.

[4] В 1-м издании после этого было: «Этот результат был подтвержден другими исследователями в случае Hippeastrum и его подродов, а также в случаях других родов, таких как Lobelia, Passiflora, Verbascum». В 5-м издании эта фраза исключена.

[5] В 1-м издании после этого было: «Хотя растения в этих экспериментах выглядели совершенно здоровыми и хотя семяпочки и пыльца одного и того же цветка были вполне нормальными сравнительно с таковыми других видов, однако, поскольку они были функционально несовершенными для взаимного оплодотворения, мы должны сделать вывод, что растения были в неестественном состоянии». В 4-м издании эта фраза была заменена: «В отношении тех растений, у которых особи не были способны к оплодотворению собственной пыльцой, хотя они выглядели вполне здоровыми и хотя и семяпочки и пыльца были совершенно нормальными сравнительно с таковыми других видов, следует считать, что они в некотором отношении находились в неестественном состоянии». В 6-м издании эта фраза была исключена.

[6] Во 2-м издании после этого была фраза: «Нет сомнения, что эти три фазана, а именно обычный, кольчатый и японский, скрещиваются и начинают смешиваться в ле-

сах некоторых частей Англии». В 4-м издании эта фраза была исключена. Взамен нее были вставлены две следующие: первая — в 6-м издании, а следующая за ней — в 5-м.

[7] Эта фраза впервые появилась в 6-м издании.

[8] В 1-м издании после этого была фраза: «С другой стороны, эти случаи ясно показывают, что возможности скрещивания связаны с конституциональными различиями, не заметными для нас и связанными с репродуктивной системой». В 4-м издании эта фраза исключена.

[9–9] Первые три абзаца этого раздела были вставлены в 4-м издании и несколько отредактированы к 6-му.

[10] За последней фразой в этом абзаце в 4-м издании шло следующее: «Из этих рассуждений я делаю вывод, поскольку речь идет о животных: разная степень снижения фертильности, которая встречается при скрещивании видов, не может быть медленно кумулирована естественным отбором.

В отношении растений, возможно, здесь случай иной. У многих форм насекомые постоянно переносят пыльцу с соседних растений той же или другой разновидности на рыльце каждого цветка; у других это делает ветер. Теперь, если пыльца какой-то разновидности в результате спонтанной вариации даже в слабой степени преобладает [доминирует] над пыльцой других разновидностей, то, попав тем или иным способом на рыльце цветка своей разновидности, она ликвидирует действие ранее попавшей пыльцы других разновидностей; это приведет несомненно к преимуществу этой разновидности, она будет тем самым избегать скрещивания и ухудшения признаков. И чем более преобладание пыльцы может усиливаться естественным отбором, тем большим будет преимущество. Из исследований Гертнера мы знаем, что преобладание такого рода всегда сопровождает стерильность, которая проистекает из скрещивания разных видов, но мы не знаем, является ли преобладание следствием стерильности или стерильность есть следствие преобладания. Если последняя точка зрения справедлива, мы можем заключить, что, поскольку преобладание усиливается естественным отбором начиная с преимущества вида в процессе его формирования, стерильность является результатом преобладания и тем самым будет усиливаться, но конечным результатом будет различная степень стерильности, подобная той, что действительно наблюдается при скрещивании существующих видов. Этот взгляд может быть распространен и на животных, если самка перед каждым размножением встречается с несколькими самцами, так что половые продукты преобладающего самца той же разновидности ликвидируют все результаты действия половых продуктов предшествующих самцов других разновидностей; однако у нас нет оснований считать, по крайней мере в отношении наземных животных, что дело обстоит именно так; во многих случаях самцы и самки образуют пары при каждом размножении, а некоторые всего несколько раз в течение жизни.

В целом мы можем заключить, что у животных стерильность при скрещивании видов не возрастала медленно под действием естественного отбора, и поскольку такая стерильность подчиняется одним и тем же общим законам и в растительном и в животном царстве, маловероятно, хотя, по-видимому, возможно, что стерильность у растений при скрещивании возникает благодаря иному процессу, чем у животных». Этот текст в 6-м издании исключен.

[11] После этой фразы в 1-м издании стояло: «Эти два случая фундаментально различаются, поскольку, как уже было отмечено, при объединении двух чистых видов половые продукты самца и самки вполне нормальны, тогда как у гибридов они неполноценны». В 4-м издании эта фраза была заменена; «Чистые виды и гибриды различаются, как уже отмечалось, состоянием репродуктивных органов, однако [из наблюдений] реципрокности диморфных и триморфных растений следует, что, по-видимому, как будто бы существует неизвестная зависимость или закон, который заставляет молодь, получившуюся при скрещивании и не полностью фертильную, быть между собой более или менее бесплодной». Эта последняя фраза опущена в 6-м издании.

[12–12] Эта и три следующие фразы впервые появились в 4-м издании.

[13–13] Эта фраза впервые появилась в 4-м издании.

[14–14] Эта фраза впервые появилась в 4-м издании; после нее следовало: «Однако должно было бы прийти в голову, что стерильность этих растений появилась со специальной целью и может отличаться по происхождению от стерильности гибридов». Это предложение было исключено в 6-м издании.

[15–15] Эта и следующая фразы появились впервые в 6-м издании.

[16] Этот раздел вставлен впервые в 4-м издании.

[17] В 4-м издании после этой фразы было: «При таких различиях и без каких-либо иных, как в организации, так и в конституции, между несколькими формами, которые все гермафродиты, мы обнаруживаем, что их незаконные связи и их незаконное потомство более или менее стерильны и очень похожи на всю серию отношений при скрещивании и при гибридном потомстве разных видов. Мы таким образом приходим к заключению, что стерильность видов при скрещивании и их гибридного потомства также, по всей вероятности, вызвана исключительно подобными похожими различиями, связанными с их репродуктивными системами».

Обе фразы были исключены в 5-м издании. В то же время вместо отмеченной сноской фразы в 5-м издании появилось: «У диморфных растений только при скрещивании двух различных форм вполне наблюдается фертильность и возникает фертильное потомство, тогда как при скрещивании особей, принадлежащих к одной и той же форме, наблюдается большая или меньшая стерильность; таким образом, этот результат прямо противоположен тому, что наблюдается при скрещивании разных видов у диморфных растений; в итоге стерильность вполне независима от различий в общем строении и конституции, поскольку появляется при скрещивании особей, принадлежащих не только к одному и тому же виду, но и к одной и той же форме.

Таким образом, это должно зависеть от природы половых продуктов, которые так приспособлены друг к другу, что мужские и женские продукты, имеющиеся у одной и той же формы, не соответствуют друг другу, тогда как продукты, имеющиеся у двух разных форм, взаимно соответствуют друг другу».

[18] Эта и четыре следующие фразы, а также следующий абзац впервые появились в 5-м издании.

[19] После этой фразы в 3—4-м изданиях было: «В первую очередь мы должны вспомнить, как мало мы знаем о точных причинах стерильности как при скрещивании видов, так и при удалении вида из его природных условий. В этой последней главе у меня не было места привести многие достопримечательные факты в отношении стерильности при скрещивании, отражающейся в различии результатов реципрокных скрещиваний в отдельных случаях, когда растение может легче быть оплодотворено чужой пыльцой, чем своей».

[20] Далее в 1—4-м изданиях было: «Во-вторых, некоторые видные натуралисты верят, что длительное одомашнивание ведет к преодолению стерильности в последовательных поколениях гибридов, которые вначале лишь слабо стерильны, но если бы это было так, мы, конечно, не должны были предполагать как появление, так и исчезновение стерильности в одних и тех же условиях жизни. Наконец, и это, как мне кажется, наиболее важное соображение: новые расы животных и растений создаются при доместикации благодаря методическим и несознательным усилиям человека по отбору для его собственной пользы и удовольствия; человек не мог ни желать отобрать, ни отбирать слабые различия в репродуктивной системе или другие конституциональные различия, коррелированные с репродуктивной системой».

В 3-м издании после этого предложения стояло: «Домашние породы менее полно адаптированы к климату и другим физическим условиям страны, где они живут, чем те, что находятся в природе, поскольку первые, как правило, могут быть безнаказанно вывезены в другие страны с другими условиями». Далее в 1-м издании: «Он снабжает свои несколько разновидностей одинаковой пищей, ухаживает за ними одним и тем же способом и не желает менять их общего образа жизни. Природа действует однообразно и медленно в течение длительных периодов времени на всю организацию и во всех случаях к собственному благу каждого существа, и таким образом она может или прямо, или, более вероятно, косвенно, через корреляцию, модифицировать репродуктивную систему у нескольких потомков одного вида. Рассматривая это различие в процессе отбора, осуществляемого человеком и природой, мы не удивимся некоторым различиям в результатах.

[21–21] Эта фраза впервые появилась в 5-м издании.

[22] В 1-м издании после этой фразы было: «Из наблюдений, которые я проделал на некоторых разновидностях розовой мальвы, я склонен предполагать, что они демонстрируют (у них представлены) аналогичные факты». Эта фраза в 4-м издании была опущена.

[23–23] Первое предложение этого абзаца появилось в 4-м издании.

[24–24] Эта фраза появилась впервые в 6-м издании.
[25–25] Эта и две следующие фразы появились впервые в 4-м издании.
[26–26] Эта фраза появилась впервые в 4-м издании.

Глава X

[1–1] Эта и следующая фразы появились впервые в 5-м издании.

[2–2] Этот абзац включен впервые в 5-м издании, причем последние четыре фразы перенесены из середины абзаца (см. прим. 5).

[3–3] Эта фраза включена во 2-е издание, а затем в 5-м появилась в существующей редакции.

[4] В 1-4-м изданиях после этого стояло: «Пусть вспомнит глубокое замечание Лайелля, что мощность и простирание осадочных образований являются результатом той степени разрушения, которой земная кора подвергается в других местах, и каковы размеры разрушения подразумеваются [в наличии] осадочных образований во многих странах!» Обе фразы были исключены в 5-м издании.

[5] После этого в 1-м издании было семь фраз; пять последних из них в 5-м издании были перенесены в начало абзаца (см. прим. 2); а первые две звучали следующим образом: «Хорошие наблюдатели оценили, что осадки откладываются великой рекой Миссисипи со скоростью только 600 футов за 100000 лет. Эта оценка может быть несколько ошибочной; если еще иметь в виду очень тонкие осадки, разносимые морскими течениями по обширным пространствам моря, то процесс аккумуляции осадков в какой-либо области должен быть крайне медленным».

[6–6] Эти два абзаца были включены в 5-м издании. Вместо них в 1-м издании было: «Я не удержусь привести и другой пример, хорошо известный — денудация Вельда. Посредством этого примера можно показать, что денудация Вельда — сущий пустяк в сравнении с тем, какие массы перенесены в наши палеозойские отложения, достигающие в некоторых участках 10000 футов толщины, как показано в авторитетном сочинении проф. Рамзи на эту тему. До сих пор это считается блестящим примером, если мы будем стоять в северном Дауне и смотреть на удаленный южный Даун, помня, что на небольшом удалении западнее северной и южной сторон обрывы встречаются и объединяются, мы можем легко представить себе огромный свод смол, который покрыл Вельд за столь ограниченный отрезок времени, как с позднего мела доныне. Расстояние от северного до южного Дауна около 22 миль, и мощность нескольких формаций составляет в среднем, как мне сообщил проф. Рамзи, 1100 футов. Но если, как полагают некоторые геологи, распространение более древних отложений, подстилающих Вельд, на краях которых вышележащие осадочные слои могли быть сложены из более тонких масс, чем в других местах, то приведенная оценка может оказаться ошибочной, но эта причина сомнений, вероятно, не сильно влияет на оценку, которая приложима к [отложениям] западного края округа. Если теперь мы знаем скорость, с которой море обычно размывает линию прибрежных скал данной высоты, мы можем измерить время, требуемое для денудации Вельда. Этого, конечно, нельзя сделать, но мы можем, для того чтобы иметь приблизительное представление об этом, принять, что море разрушает обрыв 500 футов высоты со скоростью дюйм в столетие. Это, на первый взгляд, слишком мало, чтобы принимать в расчет, но это то же самое, как если бы мы приняли, что обрыв в один ярд высоты был разрушен по всей линии берега со скоростью один ярд за почти каждые 22 года. Я сомневаюсь в том, что какие-либо породы, даже столь мягкие, как мел, могут разрушаться с малой скоростью, за исключением наиболее прибойных берегов, хотя несомненно, что разрушение высоких обрывов будет более быстрым от разламывания падающих фрагментов. С другой стороны, я не верю, что береговая линия в 10 или 20 миль в длину испытывает в один и тот же момент разрушение по всей длине, и мы должны помнить, что почти все отложения содержат более твердые слои и ядра, которые долго сопротивляются истиранию и образуют волнолом в основании обрыва. Мы можем в крайнем случае поверить, что ни один скалистый берег в 500 футов высотой не разрушается со скоростью фут в столетие; это было бы то же самое, что обрыв в ярд высотой отступает на 12 ядров за 22 года, и никто, я думаю, кто тщательно изучал облик древних угасших фрагментов у основания обрыва, не отметит скорость разрушения, сколько-нибудь приближающуюся к этой. Следовательно, я считаю, что разрушение

обрыва в 500 футов высоты по всей длине [со скоростью] дюйм в столетие было бы приемлемым допущением. При этой скорости, основанной на приведенных выше данных, денудация Вельда потребовала бы 306662400 лет или круглым счетом 300 млн лет. Но, вероятно, было бы осторожнее принять два или три дюйма в столетие, и это уменьшило бы число лет до 150 или 100 млн лет. Действие пресных вод на слабонаклонный район Вельда, если он поднялся, едва ли бы было более сильным, но это несколько уменьшило бы приведенную выше оценку [времени]. С другой стороны, в результате колебаний уровня, которые, как мы знаем, этот район испытывал, его поверхность могла быть миллионы лет сушей и таким образом не быть подверженной воздействию моря; [с другой стороны], будучи глубоко погруженной в течение, вероятно, столь же долгого периода, она в равной мере не была подвержена действию прибрежных волн. Так что, по всей вероятности, с конца вторичного периода[1] должно было пройти время, большее чем 300 млн лет» [это было исключено в 3-м издании].

Я привел эти несколько замечаний, потому что они очень важны для нас, чтобы достигнуть некоторого понимания, правда, несовершенного, о количестве лет. В течение этих лет весь мир — и суша, и воды — были населены сонмами живых организмов. Каково же бесконечное число поколений, которое наш ум не может воспринять, которые должны были одерживать друг над другом победы в длинной череде лет!» [Это было опущено в 5-м издании].

7–7 В 1-м издании вместо этого было: «Моллюски рода Chiton дают нам частично аналогичный пример». [В 4-м издании эта фраза опущена и существующая фраза впервые включена в 5-м издании].

8–8 Эта фраза впервые появилась в 3-м издании.

9–9 В 1—2-м изданиях вместо этих двух абзацев, введенных в 3-м издании, стояло: «Таким образом, геологические данные будут почти непременно перемежающимися. Я чувствую большую уверенность в справедливости этих взглядов, поскольку они находятся в тесном согласии с теми общими принципами, которые введены сэром Ч. Лайеллем (C. Lyell), и Ю. Форбз (E. Forbes) независимо пришел к сходным выводам».

10–10 В 1—3-м изданиях этот абзац заканчивался фразой: «Можно сказать, что природа защищена от частых открытий ее переходных и связующих форм».

11–11 Эта фраза впервые появилась в 3-м издании.

12–12 Этот абзац впервые введен в 4-е издание; заканчивался он следующими двумя предложениями, исключенными в 5-м издании: «Мы можем сделать вывод, что это тот случай, при котором органические существа не проявляют врожденной тенденции к модификации или прогрессу в отношении структуры, и те из всех модификаций, определяемые, во-первых, длительной изменчивостью и, во-вторых, изменениями физических условий жизни или изменениями поведения и строения конкурирующих видов или иммиграцией новых форм и подобными ситуациями, будут проявляться в большинстве случаев после долгих периодов времени и с малой скоростью. Тем не менее эти изменения органических и неорганических условий жизни будут воздействовать только на ограниченное число обитателей в одной из областей или стран».

13–13 Начало этого абзаца было впервые включено в 3-м издании, причем перед существовавшей еще в 1-м издании фразой «В действительности геологическими исследованиями. . .» были введены еще два предложения, исключенные в 6-м издании: «Верблюд и свинья или лошадь и тапир — явно очень различные формы. Но если мы добавим несколько вымерших четвероногих, которые уже открыты, к семействам, включающим верблюда и свинью, эти формы будут соединены звеньями, не так уже далекими друг от друга. Цепь связующих форм, однако, в этих случаях или во всех случаях не идет прямо от одной ныне живущей формы к другой, но следует окольным путем через формы, жившие в давно прошедшее время».13

14–14 Это и следующее предложение впервые появились во 2-м издании. После них следовало предложение, исключенное в 6-м издании: «Несмотря на то что число суставов на ископаемых отпечатках соответствует числу на нескольких пальцах ног ныне живущих птиц, некоторые авторы сомневаются в том, что животное, оставившее следы, было действительно птицей».

15–15 Эта фраза впервые появилась в 4-м издании. Далее в 1-м издании было: «Наиболее поразительный пример дает нам семейство китов; эти животные имеют

---

[1] Мезозоя. (Прим. *составителя комментария*).

гигантские размеры, живут в море и распространены по всему миру. И тот факт, что ни одна часть кита не была обнаружена во вторичных [мезозойских] отложениях, повидимому, полностью оправдывает мнение, что этот большой и характерный отряд вдруг появился в интервале между концом вторичного и началом третичного периода. Но ныне мы можем прочесть в дополнении к «Руководству» Лайелля, опубликованном в 1858 г., ясные доказательства существования китов во время образования [формаций] верхних зеленых песков, т. е. за некоторое время до конца вторичного периода.

[16] Приведенные здесь данные основаны на ошибках коллег Дарвина. Боске под названием Chthamalus darwini описал в 1857 г. скелетные части усоного ракообразного, якобы обнаруженные в верхнемеловых отложениях (верхний сенон) окрестностей Лимбурга (Нидерланды). В дальнейшем оказалось, что это — современный средиземноморский вид и этикеточные данные типового материала ошибочны. Этот вид и ныне известен под упомянутым выше названием, данным Боске. Вид, описанный из верхнемеловых отложений (верхний сенон) Англии Вудвордом в 1866 г. под названием Pyrgoma cretacea, оказался младшим синонимом Brachylepas naissanti (Herbert) — представителем вымершего в конце миоцена подотряда Brachylepadomorpha. И Chthamalus (семейство Chthamalidae) и Pyrgoma (семейство Balanidae) известны только начиная с плиоцена.

[17] В 1—3-м изданиях после этого была фраза: «Если, кроме того, они были предками этого отряда, они почти наверняка долгое время подвергались вытеснению и искоренению своими многочисленными и более совершенными потомками».

[18–18] Это и три следующих предложения появились впервые в 5-м издании, а следующее за ними — в 6-м.

[19] В 1-м издании после этой фразы было еще предложение; в 5-м к нему было добавлено еще одно, а в 6-м были исключены оба. Эти предложения следующие: «Следы жизни были обнаружены в слоях Лангминд под так называемой „первобытной зоной“ Барранда (Barrande). Несколько позднее Тореллом (Torell) было сделано замечательное открытие остатков однодольных растений в Шведской формации, соответствующей группе Лангминд, так что наземные или пресноводные растения существовали на несколько крупных горизонтов раньше, чем те серии, для которых они до сих пор указывались».

[20–20] Эта и следующие три фразы впервые появились в 4-м издании, затем было предложение, исключенное в 5-м: «Имеется основание считать, что и в этот необыкновенно удаленный период какие-то растения существовали».

Следующее предложение также впервые появилось в 4-м издании.

[21–21] Это предложение впервые появилось в 6-м издании.

[22] В 1—4-м изданиях после этой фразы стояло: «Я чувствую, как это поспешно, в отличие от тех великих авторитетов, кому, наряду с другими, мы обязаны нашими знаниями».

Глава XI

[1] В 1—3-м изданиях после этой фразы было: «Если верить наблюдениям Филиппи (Philippi) в Сицилии, последовательные изменения морских обитателей этого острова многочисленны и крайне постепенны».

[2–2] Это и четыре следующих предложения впервые появились в 3-м издании.

[3] В 1—3-м изданиях после этой фразы стояло: «Доминирующий вид, распространяясь из какой-то области, может встретиться с еще более доминирующим видом. И тогда его триумфальное шествие или даже его существование может кончиться. Мы не знаем точно всех условий, благоприятствующих размножению нового и доминирующего вида, но можно, я думаю, ясно видеть, что число особей определяет лучшие шансы на появление более благоприятной вариации, и тогда суровая конкуренция со многими уже существующими формами будет крайне благоприятна и будет фактором расселения на новые территории. Некоторая степень изоляции, повторяющаяся через длинные промежутки времени, может оказаться, как объяснено выше, также благоприятной. Четвертая часть мира может быть наиболее благоприятной для возникновения новых и преобладающих видов на суше и другая — для таких же видов в водах моря. Если две большие области в течение длительного периода имеют в равной степени благоприятную обстановку, с которой встречаются их обитатели, конкуренция

будет долгой и суровой и некоторые аборигенные формы и некоторые пришельцы могут оказаться победителями. Но с течением времени формы в высшей степени преобладающие, где бы они ни возникли, становятся преобладающими везде. Преобладая, они могут явиться причиной исчезновения других и более низших форм, и поскольку эти низшие формы были бы объединены в группы по родственным связям, все группы проявили бы тенденцию к исчезновению и повсеместно длительной способностью к выживанию обладал бы один вид». [Последнее предложение исключено уже в 4-м издании].

4–4 Вместо первой фразы, появившейся в 5-м издании, шести следующих, появившихся в 6-м, и следующей за ними, включенной в 5-м, в 1-м издании было: «Кювье рассматривал жвачных и толстокожих как два наиболее различных отряда млекопитающих, однако Оуэн открыл так много вымерших промежуточных звеньев, что должен был изменить всю классификацию этих двух отрядов и поместил некоторых толстокожих в тот же подотряд, что и жвачных, например, он закрыл постепенными градациями казавшееся большим различие между свиньей и верблюдом».

5–5 Первые два предложения этого раздела появились в 3-м издании; вместо них в 1—2-м было:

«Идет много споров о том, являются ли современные формы более высокоразвитыми, чем древние. Я не буду вдаваться здесь в этот вопрос, поскольку натуралисты еще точно не определили, к общему удовлетворению, что означают [понятия] высшие и низшие формы».

6–6 Эта первая фраза впервые появилась в 3-м издании. За ней в 3-м издании шло предложение, убранное в 4-м: «Тем не менее можно ожидать, что будущие палеонтологические исследования принесут более решающие доказательства».

Следующий абзац был включен впервые в 4-е издание, причем после второго предложения было: «Нетрудно [представить], что пресноводные раковины, как отмечал проф. Филлипс (Phillips), сохранились почти неизменными с того времени, когда они впервые появились, по сей день; но в этом случае мы можем видеть, что эти раковины претерпели менее суровую конкуренцию, чем морские моллюски, населяющие более обширную область с ее бесчисленными обитателями». [Это предложение было исключено в 6-м издании]. Первые семь предложений следующего абзаца впервые появились в 3-м издании.

7–7 Это и следующие четыре предложения (4-е из них также следующего абзаца) впервые появились в 3-м издании.

8 В 1—4-м изданиях после этой фразы стояло: «Я должен последовать Пикте и Хаксли во мнении, что справедливость этой доктрины очень трудно доказать. Я также надеюсь доказать это позже в этой работе, по меньшей мере в отношении подчиненных групп, отделившихся одна от другой в сравнительно недавнее время».

9 Конец этой фразы в 4-м издании был продолжен благодаря знакомству с работами Фолкнера и Зюсса. Осмысление материала привело Дарвина к выводу, который точнее всего отвечал критикам на обвинение в недооценке стабильности видов в масштабах геологического времени. Впрочем, это было ясно Дарвину уже в 1-м издании, о чем свидетельствует диаграмма дивергенции признаков, а также ряд примеров, касающихся беспозвоночных животных.

10–10 Это предложение впервые появилось в 4-м издании.

Глава XII

1 В 1—2-м изданиях после этого было: «М-р Брент (Brent) сообщил мне, что его друг прекратил полёты почтовых голубей из Франции в Англию, поскольку ястребы на английском берегу многих из них уничтожали по прибытии».

2–2 Этот абзац впервые появился в 5-м издании.

3–3 Это предложение впервые появилось в 5-м издании, а следующее — в 6-м.

4–4 Это и следующее предложения впервые появились в 4-м издании.

5 В 1—3-м изданиях после этого было: «Мы можем предполагать, что ледниковый период наступил в Северной Америке несколько раньше или несколько позже, чем в Европе, так что миграции на юг были немного раньше или позже, но это не существенно для конечного результата».

6 В 1—3-м изданиях после этого было: «Если климат после ледникового периода был в какие-то отрезки времени в некоторой степени теплее, чем ныне (как считают

некоторые геологи из Соединенных Штатов, опираясь в этом случае главным образом на распространение вымершего Gnathodon), то арктические существа и существа умеренных широт должны были бы в очень поздний период продвинуться немного далее на север, а затем отступить к их теперешним местам обитания, но я не вижу удовлетворительного доказательства в отношении [существования] этого промежуточного, несколько более теплого периода после ледникового».

[7] Этот абзац впервые появился в 5-м издании; в 1—4-м вместо него было: «Мы не знаем, была ли ледниковая эпоха точно одновременной в этих нескольких сильно удаленных пунктах на противоположных сторонах земного шара. Но почти в каждом случае мы имеем хорошее доказательство того, что эта эпоха входила в состав позднейшего геологического периода. У нас есть также превосходное доказательство того, что она длилась в каждом пункте огромное время, если измерять в годах. Холод мог наступить или уменьшиться раньше в одной точке земного шара, чем в другой, но, имея в виду, что в каждой из них он продолжался долго и что это было одновременно в геологическом смысле, по-видимому, вероятно, что он по меньшей мере на протяжении какого-то периода был действительно одновременным во всем мире. Поскольку нет явных доказательств обратного, мы можем принять, как, по меньшей мере, вероятное, что действие ледника было одновременным на востоке и западе Северной Америки, на Кордильерах под экватором и в более теплых частях умеренных зон на обеих сторонах южной оконечности континента. Если это должно быть отмечено, то трудно избежать убеждения, что температура во всем мире в этот период одновременно была холоднее. Но для моей цели будет достаточно, если температура была одновременно ниже в определенных широких поясах, вытянутых по долготе.

Этот взгляд, что мир или по крайней мере широкие вытянутые по долготе пояса были одновременно холоднее от полюса до полюса, может пролить свет на современное распространение одинаковых и родственных видов».

[8—8] Эта и две следующие фразы появились впервые в 4-м издании.

[9—9] Это и следующее предложение появились впервые в 5-м издании.

[10—10] Это предложение в 1—4-м изданиях стояло позже (см. прим. 11). Вместо него в 1—4-м изданиях здесь было: «Следует отметить, что северные виды и формы, найденные в южных районах южного полушария и на горных хребтах в тропиках, не арктические, а принадлежащие к северным умеренным зонам. Как недавно заметил м-р Г. К. Уотсон (H. C. Watson), „по мере удаления от полярных к экваториальным широтам альпийские, или горные, флоры действительно становятся все менее и менее арктическими“. Многие из форм, обитающих в горах теплых регионов Земли и в южном полушарии, имеют двойную оценку: одними натуралистами они рассматриваются как отдельные виды, а другими — как разновидности, но некоторые явно идентичны, а многие, хотя и близкородственны северным формам, должны рассматриваться как отдельные виды».

[11] Отмеченный текст впервые появился в 5-м издании. Вместо него в 1—4-м изданиях было: «По мере того, как холод медленно наступал, все тропические растения и другие существа отступали с севера и юга к экватору, сопровождаемые сзади обитателями умеренных поясов, а эти последние арктическими, впрочем, последние нас сейчас не интересуют». [Далее в 4-м издании было добавлено]. «Вся эта проблема окажется крайне сложной. Вероятное существование до ледникового периода плейстоцена экваториальных флоры и фауны, приспособленных к более жаркому климату, чем нынешний, не должно остаться незамеченным. Эта древняя экваториальная флора должна была бы быть почти полностью уничтожена, и две плейстоценовые субтропические флоры, смешавшись и уменьшившись в числе, образовали бы экваториальную флору. Также вероятно, что в течение ледникового периода происходили большие изменения в природе климата, в степени влажности и т. п., и различные животные и растения мигрировали в разных пропорциях и с разной скоростью. В целом в течение ледникового периода обитатели тропиков должны были претерпеть резкие нарушения во всех их жизненных отношениях». [Далее по 1-му изданию]. «Тропические растения, вероятно, испытали сильное вымирание; сколько их вымерло, никто не может сказать; вероятно, прежде тропики были населены таким количеством видов, какое мы можем видеть ныне населяющим вместе и район мыса Доброй Надежды, и части умеренной зоны Австралии. Поскольку мы знаем, что многие тропические растения и животные могут выдерживать значительный холод, многие могли избежать вымирания при

умеренном падении температуры, особенно спасаясь в наиболее теплых пунктах. Следует обратить внимание, что холод наступал очень медленно, и почти наверняка многие обитатели тропиков в какой-то мере акклиматизировались тем самым путем, как некоторые виды растений, которые, обитая на равнине и в горах, определенно передают своим сеянцам разные конституционные способности в отношении устойчивости к холоду. Но следует иметь в виду важный факт, что все обитатели тропиков в определенной степени подверглись влиянию [похолодания]. С другой стороны, обитатели умеренных широт в результате миграции ближе к экватору были поставлены в несколько новые условия и пострадали меньше. Определенно, что многие растения умеренных широт, защищенные от конкурентов, могут выдерживать более теплый климат, чем тот, при котором они обычно живут. Отсюда мне представляется вероятным, имея в виду, что обитатели тропиков были более пострадавшими и не могли образовать прочный фронт против вселенцев, что некоторое число более энергичных и преобладающих форм умеренной зоны могли выйти за свои природные границы и достичь экватора или даже пересечь его. Этому вторжению, конечно, сильно благоприятствовали наличие высокогорий и сухой климат; д-р Фолкнер сообщил мне, что именно влажность и жара тропиков крайне неблагоприятны для многолетних растений из умеренного климата. С другой стороны, наиболее влажные и жаркие районы служили убежищем для тропических аборигенов. Горные хребты к северо-востоку от Гималаев и длинная линия Кордильер, по-видимому, служили двумя великими путями вселения, и поразителен факт, ранее сообщенный мне доктором Хукером, что все цветковые растения, числом около 46, обычные для Огненной Земли и Европы, еще существуют в Северной Америке, которая должна была лежать на пути их расселения. Мы можем, конечно, предположить, что ранее земли в разных частях тропиков располагались выше, чем ныне, и там формы умеренных широт, видимо, смешивались, но поскольку пути миграции были столь многочисленны, подобное предположение было бы преждевременным». [Следующие три предложения из 1-го издания и еще два добавленных после них в 4-м перенесены выше (см. прим. 10)].

Далее в 4-е издание было добавлено, а в 5-м опущено следующее: «Одно время я надеялся найти доказательства, что некоторые тропические районы мира избежали охлаждающего влияния ледникового периода и представляли безопасное убежище для теснимых обитателей тропиков. Мы не можем рассматривать полуостровную Индию как такое убежище, поскольку формы умеренных широт здесь достигли почти всех изолированных горных хребтов и даже Цейлона; мы не можем рассматривать и Малайский архипелаг, поскольку на вулканических концах Явы мы встречаем европейские формы и на вершинах Борнео — обитателей умеренной зоны Австралии. Посмотрев на Африку, мы найдем не только то, что несколько форм из умеренной зоны Европы прошли через Абиссинию вдоль восточной стороны материка вплоть до южной оконечности, но мы также знаем и то, что эти формы умеренной зоны путешествовали также и в поперечном направлении от гор Абиссиния до Фернандо-По, чему, возможно, способствовали восточные и западные хребты, которые, как с некоторым основанием можно считать, пересекают материк. Но даже принимая, что какие-то крупные тропические районы оставались в ледниковый период жаркими, предположение, что тропические формы, сохранившиеся там, не могли переселиться в другие обширные тропические области за столь короткое время, что прошло после ледниковой эпохи, было бы бесполезным. И обитатели тропиков всего мира никаким способом не могли стать столь однородными, как может показаться, если они произошли из какого-то одного убежища.

Восточные равнины тропической Южной Америки, видимо, менее пострадали в ледниковый период, однако даже здесь на горах Бразилии имеется несколько форм южных и северных умеренных широт и несколько андийских форм, которые, по-видимому, пересекли материк вдоль Кордильер, и несколько форм на Силле у Каракаса, которые должны были мигрировать по той же гигантской горной цепи. Но мистер Бейтс, изучавший столь же тщательно энтомофауну Гвиано-Амазонского региона, энергично возражает против какого-либо современного охлаждения этого обширного региона, поскольку он показывает, что регион изобилует крайне своеобразными эндемичными бабочками, что, видимо, противоречит мнению о значительном недавнем вымирании вблизи экватора. Как в дальнейшем можно объяснить его факты из предположения о почти полном уничтожении в ледниковый период плейстоценовой эква-

ториальной фауны, приспособленной к более высоким температурам, чем те, что преобладают ныне, и образование современной экваториальной фауны в результате смешения двух прежних субтропических, я не пытаюсь сказать». [Далее по 1-му изданию — опущено в 5-м.] «Таким образом, я считаю, что значительное число растений, несколько наземных животных и ряд морских обитателей мигрировали в ледниковый период из северной и южной умеренных зон в тропики, а некоторые даже пересекли экватор. Когда вернулось тепло, эти формы умеренных широт, естественно, заселили высокогорье, а на низменностях вымерли; те из них, которые не достигли экватора, вернулись на север или на юг к своим прежним местам обитания; те формы, преимущественно северные, которые пересекли экватор, продвигались все дальше от родных мест в более умеренные широты противоположного полушария. Хотя у нас есть основания считать, исходя из геологических фактов, что вся масса арктических раковин вряд ли претерпела изменения за время продолжительной миграции на юг и возвращения на север, этот случай мог быть совсем иным по сравнению с внедрением форм, расселившихся по тропическим горам и в южном полушарии. Эти существа, окруженные чуждыми им новыми формами жизни, должны были конкурировать с ними, и вполне вероятно, что отобранные модификации их структуры, поведения и конституции благоприятствовали им. Таким образом, многие из этих мигрантов, хотя еще явно родственные своим собратьям в северном и южном полушариях, ныне существуют на новой родине в виде хорошо очерченных разновидностей и хороших видов». [Далее включено в 4-м издании]. «То же самое происходило и со вселенцами с юга».

[12–12] Это предложение впервые появилось в 4-м издании.

[13–13] Этот абзац впервые включен в 5-м издании.

[14] В 4-м издании после этой фразы добавлены три предложения, которые были убраны в 5-м издании: «Крайне трудно понять, как обширное число своеобразных форм, свойственных тропикам, могли там сохраниться в течение холодной части ледникового периода. Некоторое число форм в Австралии, которые родственны европейским формам из умеренной зоны, но которые отличаются от них столь сильно, что невозможно поверить в то, что они модифицировались со времени ледникового периода, вероятно, указывают на более древний холодный период, даже более ранний, чем миоцен, в соответствии с современными предположениями некоторых геологов. Опять же, как мне сообщил м-р Бейтс, ярко выраженный признак нескольких видов Carabus, обитающих в южных частях Америки, указывает, что их общий предок вселился в более ранний период; могут быть приведены и другие аналогичные факты».

После этого в 1—3-м изданиях стояло: «Еще очень много трудных вопросов остается решить».

Глава XIII

[1–1] Эти три фразы появились впервые в 6-м издании.

[2] В 1—4-м изданиях после этого было: «В лёссах Рейна мы имеем доказательство значительных изменений уровня суши на протяжении очень недавнего геологического периода — тогда, когда она была населена ныне живущими наземными и пресноводными моллюсками».

[3–3] Это предложение впервые появилось в 6-м издании.

[4] В 1—4-м изданиях раздел заканчивался предложением: «Природа, как заботливый садовод, таким образом берет семена из грядки каждого сорта и высевает их в другие, благоприятные для них».

[5–5] Это предложение впервые появилось во 2-м издании.

[6–6] Это предложение впервые появилось во 2-м издании.

[7–7] Это предложение впервые появилось в 4-м издании.

[8] После этой фразы в 1—3-м изданиях было: «Я был, однако, уверен, что лягушки обитают на горах большого острова Новой Зеландии, но я подозревал, что это — исключение (если данные правильны) может быть объяснено действием ледника».

[9–9] Это предложение впервые появилось в 4-м издании.

[10–10] Это и следующие три предложения впервые появились в 4-м издании, а пятое, следующее за ними — в 5-м.

Глава XIV

[1–1] Эта и три следующие фразы впервые появились в 4-м издании.

[2–2] Это и следующее предложение впервые появились в 5-м издании, а вместо них было:

«Мы не должны, классифицируя таким образом, верить сходству в элементах организации, однако они могут быть важны для благополучия существ в их отношении к внешнему миру. Вероятно, из этой причины частично проистекает то обстоятельство, что почти все натуралисты обращают наибольшее внимание на сходство в тех органах, которые имеют высокую жизненную или физиологическую важность. Несомненно, эта точка зрения на систематическую значимость органов высокого жизненного значения является всеобщей, но она не всегда справедлива. Важность [органов] для систематики, как я считаю, зависит от их большего [или меньшего] постоянства в больших группах видов, и это постоянство органов зависит, как правило, от того, что они подвержены меньшим изменениям при адаптации вида к условиям его жизни».

[3–3] Это предложение было впервые включено в 4-м издании.

[4–4] Эта фраза впервые появилась в 4-м издании, а следующая — в 5-м.

[5] В 1—4-м изданиях после этого было: «Происхождение того обстоятельства, что существующие группы объединяются в группы (более высокого ранга) таково же, как и в случае разновидностей и видов, а именно близость потомков, в разной степени модифицированных».

[6] В 1—4-м изданиях после этой фразы было: «Если возможно доказать, что готтентоты происходят от негров, я думаю, их надо классифицировать в негроидной расе, однако они могут сильно отличаться от негров по окраске [кожи] и другим важным особенностям».

[7–7] Эта фраза перенесена из более позднего текста (см. прим. 8).

[8] В 1-м издании после этого было: «Тот, кто верит, что [культурная] примула — потомок дикой, или, наоборот, объединяет их в один вид и дает им единый диагноз». Следующая фраза перенесена в более раннюю часть главы (см. прим. 7); далее следует: «Но можно спросить, что мы должны делать, если можно доказать, что какой-то вид кенгуру произошел путем длительных модификаций от медведя. Должны ли мы тогда объединять этот вид с медведем, и что при этом мы должны делать с другими видами? Это предположение, конечно, нелепо и я могу ответить argumentum ad hominem и спросить, что делать, если будет установлено, что настоящий кенгуру рождается из матки медведицы? В связи со всеми аналогиями его следует объединить с медведем, но тогда несомненно все другие виды семейства кенгуру будут включены в род медведей. Это предположение, конечно, нелепо: если они являются близкими потомками в целом, они несомненно должны иметь большое сходство».

[9–9] Это и следующее предложения впервые появились в 6-м издании.

[10–10] Первые четыре абзаца (16 предложений) впервые включены в 6-е издание, следующие (конец 4-го абзаца и два следующих за ним) впервые появились в 4-м издании. Следующий абзац появился только в 6-м издании. Вместо этого в 1—5-м изданиях было: «Как представители различных классов часто адаптированы путем последовательных слабых модификаций к жизни в почти сходных условиях, для населения трех сред — суши, воздуха и воды — мы, вероятно, можем понять, почему такой численный параллелизм иногда наблюдается между представителями подразделений разных классов. Натуралист, пораженный параллелизмом такого рода в каком-то классе, условно поднимая и снижая ранг групп в другом классе (а весь наш опыт показывает, что такая оценка до сих пор была всегда условной), может легко распространить параллелизм очень широко; и тогда, вероятно, возникнут семиричные, пятиричные, четверичные и третичные классификации».

[11–11] Это и три следующих предложения впервые появились в 6-м издании.

[12–12] Это и следующее предложение впервые появились в 6-м издании. Вместо них в 1—5-м изданиях было: «Среди позвоночных мы видим серию внутренних позвонков, несущих определенные выросты и придатки; у членистых мы видим тело, разделенное на серию сегментов, несущих наружные придатки; и у цветковых растений мы видим ряд оборотов в спиральном расположении листьев».

[13–13] Это и пять следующих предложений впервые появились в 6-м издании.

14–14 Начало раздела (первые две фразы) впервые появились в 4-м издании, за ними следовала третья, опущенная в 5-м: «Это общий эффект, в некотором отношении резкий из-за небольшого числа стадий, но превращения в действительности многочисленны и постепенны».

Дальнейшие предложения, вплоть до конца абзаца, сохранились с 4-го по 6-е издание. Следующий абзац появился впервые в 6-м издании.

15–15 Это и три последующих предложения появились впервые в 3-м издании.

16–16 Это и следующее предложение появились впервые в 4-м издании.

17–17 Этот абзац появился в 4-м издании.

18 В 1—4-м изданиях после этого было: «Тем не менее, эффект, вызванный этой причиной в самом раннем периоде, даже до формирования эмбриона, может проявиться в жизни позже как наследственная болезнь, которая проявляется только в преклонном возрасте, передается потомкам через репродуктивные клетки родителей. Или опять же, когда рога гибридных коров или быков определяются обликом рогов того или иного из их родителей».

18a С 1-го по 4-е издание после этого было: «Таким образом, я заключаю, что вполне возможно, что каждая из многих последовательных модификаций, посредством которых каждый вид приобрел свое современное строение, могла произойти за не самый ранний период жизни, и эта точка зрения подкрепляется прямыми доказательствами, полученными на наших домашних животных. Но в других случаях вполне вероятно, что каждая последовательная модификация, или большинство их, могли появиться в самый ранний период жизни».

19–19 Это и следующее предложения появились впервые в 4-м издании; вместо них в 1—3-м изданиях было: «Необходимы, однако, некоторые дальнейшие объяснения, однако относительно эмбрионов, не претерпевающих метаморфоза».

20–20 Эти два абзаца впервые появились в 4-м издании.

21 В 1—3-м изданиях после этого было: «Что касается эмбриона, то он — животное в менее модифицированном состоянии, и таким образом он обнаруживает строение своего предка».

22–22 Это предложение впервые появилось в 5-м издании.

23–23 Это предложение впервые появилось в 5-м издании.

24 В 1—4-м изданиях после этого было: «Даже почти установлено авторитетами, что рудименты зубов можно обнаружить в клюве эмбрионов некоторых птиц».

25–25 Это и три следующих предложения впервые появились в 5-м издании.

26–26 Этот абзац впервые появился во 2-м издании.

27–27 Это предложение впервые появилось в 5-м издании.

28–28 Это предложение впервые появилось в 5-м издании.

29–29 Это предложение и первые пять предложений следующего абзаца впервые появились в 6-м издании; вместо них в 1—5-м изданиях стояло: «Но если каждый шаг в процессе редукции наследовался не в соответствующем возрасте, а в очень ранний период жизни (в возможность чего мы имеем достаточные основания верить), рудиментарные части будут иметь тенденцию к полному исчезновению и мы будем иметь случай полной редукции».

30–30 Это предложение впервые появилось в 6-м издании.

Глава XV

1 В 1—5-м изданиях после этого предложения было: «Фертильность разновидностей при их скрещивании и их гибридных потомков не может рассматриваться как общее правило; в равной степени их фертильность не должна удивлять, поскольку, по-видимому, ни их конституция, ни их репродуктивные системы не должны быть серьезно модифицированы».

2–2 Это предложение и весь следующий абзац появились впервые в 6-м издании; вместо этого в 1—5-м изданиях было: «Стерильность гибридов — совершенно особый случай, отличающийся от [результатов] первых скрещиваний, поскольку их репродуктивные органы более или менее функционально неполноценны; тогда как при первых скрещиваниях органы обоих партнеров вполне развиты. Мы постоянно видели, что любые организмы платят в некоторой степени стерильностью за нарушение их

конституции слегка измененными или новыми условиями жизни; мы не должны удивляться, что гибриды в той или иной степени стерильны, поскольку их конституция вряд ли не нарушена от соединения двух разных организмов. Этот параллелизм подтверждается другим, но прямо противоположным по классу фактом, а именно, что сила и фертильность всех органических существ возрастают при слабых изменениях условий жизни, и то, что потомки слабомодифицированных форм или разновидностей приобретают при взаимном скрещивании повышенную силу и фертильность. Таким образом, с одной стороны, значительные изменения условий жизни и скрещивания сильномодифицированных форм снижают фертильность, а с другой — меньшие изменения условий жизни и скрещивание менее модифицированных форм повышают ее».

[3] После этой фразы в 1—4-м изданиях следовало предложение: «Невозможно возразить против того, что время недостаточно для заметных органических изменений; промежутки времени были столь велики, что они с трудом укладываются в человеческом сознании».

[4–4] Это предложение впервые появилось в 3-м издании.

[5–5] Это предложение впервые появилось в 4-м издании.

[6–6] Этот абзац впервые введен в 4-м издании; заканчивался он предложением, исключенным в 6-м издании: «И наконец, некоторые живые объекты стали прекрасными просто благодаря симметрии роста».

[7–7] Это предложение впервые появилось в 3-м издании.

[8–8] Это и три следующих предложения впервые появились в 6-м издании; первые два предложения следующего абзаца — также в 6-м, последние три и следующий абзац — в 3-м.

[9–9] Это предложение появилось впервые в 3-м издании, а весь следующий абзац — в 6-м.

[10–10] Это и три следующих предложения впервые появились в 3-м издании.

[11–11] Это предложение впервые появилось в 3-м издании, следующее — в 5-м, а третье — опять же в 3-м.

[12] В 1—4-м изданиях после этой фразы было: «На протяжении ранних периодов истории земли, когда формы жизни были, вероятно, проще и в меньшем числе, скорость изменений, вероятно, была меньше, и на первых этапах жизни, когда существовало очень мало форм и притом простейшего строения, скорость изменений могла быть крайне медленной. Мировая история, как ныне известно, хотя и имеет огромную продолжительность, впоследствии будет считаться короткой по сравнению с веками, которые протекли с появления первого органического существа, прародителя многочисленных вымерших и ныне живущих потомков».

СМЕНА ЭВОЛЮЦИОННЫХ КОНЦЕПЦИЙ В РАННЕМ ТВОРЧЕСТВЕ ЧАРЛЗА ДАРВИНА

Я. М. Галл

ГАЛАПАГОССКАЯ ЛЕГЕНДА

Широко распространено мнение, что эволюционные идеи зародились у Ч. Дарвина во время его кругосветного путешествия на корабле «Бигль» в 1831–1836 гг. Особенно важным по этой версии считается открытие им гигантских ископаемых млекопитающих из раннечетвертичных отложений Патагонии, а также его пребывание в течение пяти недель 1835 г. на Галапагосском архипелаге — этой своеобразной «природной лаборатории эволюции». Морфологическая дифференциация гигантских наземных черепах, а из птиц — в особенности вьюрков, якобы буквально потрясли Ч. Дарвина, и он внезапно превратился в эволюциониста (Beer de, 1962, p. 323).* Возвратившись в Англию, он начал собирать разнообразные факты, включая и данные об образовании сортов культурных растений и пород домашнего скота. Преимущественно индуктивным путем Ч. Дарвин приступил к созданию теории. Затем в конце сентября 1838 г., по его словам, «ради развлечения прочитал книгу Мальтуса», и она сделала его обладателем теории, «при помощи которой можно было работать» (Дарвин, 1959, с. 228).

---

* Фрэнсис Ч. Дарвин (сын Чарлза Дарвина) одним из первых создал версию, что эволюционные идеи зародились у Ч. Дарвина в 1832 г., когда он открыл гигантских ископаемых Южной Америки. Далее, после посещения Ч. Дарвином Галапагосского архипелага наметился быстрый рост эволюционных идей (Darwin, 1958, p. 25). Точка зрения Ф. Дарвина была поддержана, как уже отмечалось, Г. де Биром.

Вместе с тем шесть лет спустя после смерти Ч. Дарвина Томас Хаксли опубликовал некролог, в котором изложил более «сбалансированную» версию о становлении эволюционизма Ч. Дарвина (Huxley, 1888). По Хаксли, во время путешествия на «Бигле» Ч. Дарвин собрал важные факты и приложил их к принципу униформизма, развитого Лайеллем применительно к геологическим явлениям. Ч. Дарвин был поражен вымершими гигантскими млекопитающими Южной Америки и характером распространения птиц и черепах на Галапагосе. Однако до 1837 г. Ч. Дарвин еще не сформулировал эволюционные идеи. Лишь возвратившись в Англию, он переосмыслил материалы, содержащиеся в его коллекции. Так обозначились две школы исследователей творчества Ч. Дарвина, которые существуют и по сей день.

Конечно, в таком или близком к нему объяснении содержатся элементы истины. Однако сейчас, более чем когда-либо, видны и многие недостатки, неточности, вкравшиеся в традиционное объяснение научного открытия. Ч. Дарвин выглядит как интеллектуально изолированный путешественник, некий герой-одиночка, отказавшийся от предубеждений английского общества и сумевший увидеть природу такой, какова она есть. Романтика путешествия, одиночество, эмпиризм (увидел—открыл), внезапность открытия и быстрая смена взглядов — особенность многих трудов о творчестве Ч. Дарвина. Изучение его рукописей, писем, анализ читательских интересов в период 1837—1839 гг., характер общения с ведущими специалистами в области естественной истории и философии науки Лондона и Кембриджа и, наконец, знакомство с самой разнообразной жизнью викторианской Англии — все это позволяет показать более сложный и более интересный творческий путь Ч. Дарвина, приведший к открытию явления эволюции, а затем и к созданию самой теории эволюции.

Оказывается, нет убедительных доказательств превращения Ч. Дарвина в эволюциониста во время путешествия. Более того, имеются прямые и косвенные данные о том, что тогда Ч. Дарвин еще оставался креационистом, т. е. придерживался концепции постоянства видов. Одно из таких свидетельств — письмо Ч. Дарвина немецкому ботанику О. Захариусу, в котором недвусмысленно сказано: «Во время путешествия на Бигле я верил в постоянство видов. Правда, насколько я помню, неясные сомнения случайно поселились в моем уме. По возвращении домой в 1836 г. я сразу же начал готовить мой журнал для публикации и затем увидел, как много фактов указывает на общность происхождения видов» (Darwin, 1903a, p. 367). Другое — небольшая рукопись «Геологические заметки» (1835), которая хранится в библиотеке Кембриджского университета среди 130 томов архива Ч. Дарвина, подробно проанализированная историком науки Д. Коном (Kohn, 1980).

Из геологических заметок видно прямое влияние «Принципов геологии» Ч. Лайелля (Charles Lyell, 1797—1875), которые Ч. Дарвин тщательно изучил. Объясняя причины вымирания млекопитающих Южной Америки, он отвергал теорию катастроф, с помощью которой Ж. Кювье (Georges Cuvier, 1769—1832) пытался объяснить смену господствующих групп животных в истории Земли. Как и Ч. Лайелль, Ч. Дарвин черпал аргументацию против этой теории в концепциях баланса природы: вымирание видов происходит постепенно (градуально), а сами виды постоянны.

Воззрения Ч. Лайелля служили для Ч. Дарвина надежным источником знаний в пользу идеи постоянства видов. Ч. Лайелль мастерски синтезировал самые многочисленные аргументы, но базовыми были концепции «экономии природы» и «политики природы», наиболее ярко сформулированные в трудах К. Линнея (Carl von Linne, 1707—1778). В диссертации 1749 г., названной «Экономия природы», К. Линней писал, что каждый вид приспособлен к среде обитания, для того чтобы в природе царил общий порядок. Место вида в экономии природы определяется совокупностью климатических факторов, поэтому существующие виды идеально приспособлены к среде обитания.

Идеи К. Линнея оказали влияние на развитие естественной истории и теологии в Великобритании. Так, например английский теолог У. Пейли (William Paley, 1743—1805) писал о полной экономии, царящей в природе, которая создается гармоничными отношениями между частями животного и его отношением к среде обитания. «Я снова сравниваю природу с мануфактурой: одна часть соответствует другой части и каждая часть конечному результату» (Paley, 1802, p. 288). Сравнивая деятельность организма с мануфактурой, У. Пейли проецировал такой подход и на отношение организмов к пище, хищникам или к паразитам. Наличие сложных пищевых цепей в природе, по мнению Пейли, свидетельствует об одноактном творении растений и животных (подр. см.: Gould, 1990, 1993).

Именно в классической концепции экономии природы Ч. Лайелль видел основной источник аргументов, направленных против эволюционизма. Он исходил из того, что число мест в экономии природы является строго лимитированным, а место видов в экономии природы определял как явление, прежде всего детерминированное абиотическими факторами. «Слово „стация" означает особое свойство той местности, в которой каждый вид привык расти, и относится к климату, почве, влажности, свету, высоте над уровнем моря и другим подобным условиям» (Лайелль, 1866, с. 316). Если бы новые виды возникали естественным путем, то им не нашлось бы места в природе, так как места заняты существующими видами. Ч. Лайелль допускал изменения в экологическом балансе, в результате которых виды могут постепенно вымирать. Вымирание создает благоприятные условия для творения новых видов. Локальное вымирание и творение видов формируют баланс и гармонию природы. Ч. Лайелль допускал борьбу между видами, которая влияет на их распространение и вымирание (Галл, 1976).

Причина постоянства видов состоит еще и в том, что вариации в природе строго лимитированы и их не хватает для возникновения новых видов. В концепции Ч. Лайелля, конечно, присутствовали элементы синэкологических идей. Однако их трактовка базировалась на представлении о тесной коадаптации видов, делающей невозможной эволюцию. Ч. Лайелль выдвинул идею, что географическое распространение современных видов прямо связано с историей жизни на земле. Бесспорно, акцентируя внимание на виде и его географическом распространении, Ч. Лайелль подготовил почву для будущих эволюционных объяснений (Coleman, 1962, p. 335).

Весь творческий багаж Ч. Лайелля Ч. Дарвин целиком взял на вооружение.

Основным источником «Галапагосской легенды» служили «Орнитологические заметки» Ч. Дарвина, опубликованные в полном объеме в 1963 г. Считалось, что эти записи относятся ко времени его пребывания на Галапагосах. Наиболее интересные выдержки из них впервые были опубликованы в 1935 г. в связи со столетием пребывания Ч. Дарвина на островах (Barlow, 1935). С той поры и стало широко бытовать мнение, что «эволюционный „фермент"» начал работать у Ч. Дарвина на Галапагосах (ibid., p. 391). Сейчас более точно установлено время записей, известных как «Орнитоло-

гические заметки». Ч. Дарвин сделал эти записи значительно позднее, летом 1936 г., когда «Бигль» двигался от мыса Доброй Надежды к острову Святой Елены. В это время он обрабатывал зоологические коллекции (Herbert, 1977; Sulloway, 1984). Касаясь Галапагосских пересмешников, Ч. Дарвин записал, что «они являются лишь варietетами» (Darwin, 1963). Этот абзац заканчивается рассуждением о том, что «зоология архипелага подрывает (веру в — *Я. Г.*) стабильность видов» (ibid.).

Трактовка изменчивости, данная Ч. Дарвином в «Орнитологических заметках», вполне укладывается в представления об их постоянстве. Креационистское понимание вида допускает изменчивость по ряду признаков при его расселении в необычные условия существования (острова, архипелаги). Такие локальные расы и назывались варietетами. Но изменения никогда не достигают видового ранга. К. Линней и Ч. Лайелль допускали «ограниченную эволюцию», оставаясь в то же время креационистами. Дж. Ходж (Hodge, 1983), один из немногих современных историков биологии, придерживается мнения, что в 1836 г. Ч. Дарвин рассматривал варietеты как зарождающиеся виды. Думается, что Дж. Ходж несколько «забежал вперед» и наделил молодого Ч. Дарвина взглядами, которые созрели у него значительно позднее.

И все же концовку фразы можно оценить как попытку Ч. Дарвина порассуждать об эволюции. Наблюдениям над пересмешниками легче всего было придать эволюционное звучание, так как Ч. Дарвин знал, что различные формы заселяют различные острова. Однако не пересмешники, а вьюрки Галапагоса чаще всего рассматриваются в качестве объекта, изучение которого превратило Ч. Дарвина в эволюциониста во время пребывания на островах. Более того, на раннем этапе его творчества вьюрки способствовали формированию представлений об естественном отборе и эволюционной роли географической изоляции (см.: Sulloway,1982, 1984). Без преувеличения можно сказать, что история с вьюрками напоминает историю с падающим яблоком И. Ньютона. К сожалению, версия с вьюрками сейчас выглядит совершенно несостоятельной.

Американский историк науки Ф. Сулловей внимательно проанализировал «Орнитологические заметки» Ч. Дарвина и его архивный материал и пришел к убедительному выводу, что систематика вьюрков была выполнена Ч. Дарвином в креационистском духе, по правилам того времени. Виды классифицировались по внешним признакам (оперение), а размеры и форма клюва использовались в качестве ключевых признаков для выделения надвидовых таксонов. Если бы Ч. Дарвин был эволюционистом, он не стал бы настаивать на жестком разделении видовых и ключевых признаков, характеризующих надвидовые таксоны. Дело в том, что признаки, определяющие род, например у материковых видов, могут широко варьировать у этой же группы организмов при колонизации новых местообитаний (например, островов и архипелагов). Размер и форма клюва у птиц определяют тип питания, а по типам питания на континентах обычно различаются роды. На архипелаге же все по-иному. В случае, когда несколько представителей одного вида достигают океанического архипелага и дают широкий спектр

адаптивной радиации, осваивая новые трофические ниши, то признак, определяющий род на материке, превратится в признак, по которому будут отличаться близкородственные виды. Таким образом, с эволюционной точки зрения деление на видовые и надвидовые признаки носит весьма условный характер.

Действительно, Ч. Дарвин нашел на Галапагосских островах эндемичную группу вьюрков, исследовательский интерес к которой не пропадает и по сей день. Именно изучение этой группы птиц привело к представлениям о видообразовании как о процессе, включающем стадию инвазии, географической изоляции, за которой следует дифференциация пространственно-трофических ниш в зонах вторичных контактов ранее изолированных популяций. Такие современные воззрения на эволюцию вьюрков Галапагоса впервые были изложены в знаменитой книге 1947 г. английского орнитолога Д. Лэка «Дарвиновы вьюрки» (Lack, 1947; см. также: Галл, 1984, 1997; Kingsland, 1985).

Сам же Ч. Дарвин нигде не высказывал подобных взглядов. После публикации книги Д. Лэка многие стали думать, что он лишь «переоткрыл» Ч. Дарвина (Diamond, 1978).

ПРЕВРАЩЕНИЕ В ЭВОЛЮЦИОНИСТА. Ч. ДАРВИН СРЕДИ СПЕЦИАЛИСТОВ

Историки науки мало обращали внимания на записи, сделанные Ч. Дарвином в августе 1838 г., где он предельно ясно писал о времени своего превращения в эволюциониста. К этим записям следует отнестись особенно внимательно, так как события, запечатленные в них, были очень близкими, а впечатления непосредственными и яркими. «В июле начал 1-ю Записную книжку о „Трансмутации видов". Начиная приблизительно с прошедшего марта (марта 1837 г. — *Я. Г.*) был сильно поражен характером южноамериканских ископаемых и современных видов Галапагосского архипелага. Эти факты (особенно последний) положили начало всем моим воззрениям» (Дарвин, 1959, с. 131). Ч. Дарвин не только указал время своего становления как эволюциониста, но и назвал источники (палеонтология, биогеография), которые сыграли решающую роль.

Что же послужило толчком к перемене взглядов Ч. Дарвина?

В январе—марте 1837 г. Ч. Дарвин имел научные контакты с палеонтологом Р. Оуэном, который обрабатывал его коллекции южноамериканских вымерших животных. Р. Оуэн сообщил, что ископаемые гигантские неполнозубые из раннечетвертичных отложений Патагонии являются представителями существующих групп. Самая ранняя ссылка на идентификацию южноамериканских ископаемых млекопитающих из коллекции Ч. Дарвина Р. Оуэном известна из его письма Ч. Лайеллю 23 января 1837 г., полностью воспроизведенного в книге Л. Уилсона о Ч. Лайелле. Результаты исследований Р. Оуэна были включены в президентский адрес, направленный Ч. Лайеллем Лондонскому геологическому обществу 17 февраля 1837 г.

Значение этих исследований Ч. Лайелль сформулировал так: «Благодаря изучению этих ископаемых установлен факт, что тип организации, характерный для млекопитающих Южной Америки, развился на континенте в течение длительного периода времени. Причем времени было достаточно для того, чтобы многие из больших видов четвероногих могли вымереть... Семейство броненосцев ограничено сейчас исключительно Южной Америкой, и здесь имеются Megatherium и два других гигантских представителя того же самого семейства...» (Lyell, 1838, p. 510—511). Такое заключение могло способствовать поиску генетической связи между вымершими и современными животными.

В это же время на заседаниях Лондонского зоологического общества, в которых принимал участие и Ч. Дарвин, орнитолог Дж. Гулд докладывал результаты исследований орнитологических коллекций Ч. Дарвина. Дж. Гулд установил, что 25 из 26 наземных птиц Галапагосов родственны птицам Южной Америки, и высказал предположение, что три формы пересмешников, обитающие на разных островах, являются самостоятельными видами (Gould, 1837a). Но самое главное, Гулд первым использовал размер и форму клюва у вьюрков Галапагосов в качестве видового признака систематики и выделил 14 видов-эндемиков, которые составили близкородственную группу, названную им родом Geospiza (Gould, 1837b).

Можно лишь догадываться об использовании Ч. Дарвином информации Дж. Гулда о птицах Галапагосов. Пересмешники могли помочь Ч. Дарвину перейти от ограниченного внутривидового эволюционизма к идее об изменчивости видов, а вьюрки Галапагосов в классификации Дж. Гулда — увидеть связь между эволюцией видов и эволюцией надвидовых таксонов. Однако ясных представлений о конкретных путях эволюции Ч. Дарвин в то время не достиг. Видимо, биогеографическая и систематическая информация приобрела особенно важный смысл в комбинации с ранее добытыми палеонтологическими данными. Но прямых доказательств однозначной причинно-следственной связи между изучением каких-либо конкретных видов современных или вымерших животных и становлением Ч. Дарвина как эволюциониста нет. Реконструкции в этой области явно носят гипотетический характер.

Таким образом, путешествие действительно стало важным фактором в превращении Ч. Дарвина в эволюциониста, но лишь в ретроспективе. Исключительно плодотворно он осмысливал научные результаты путешествия в период, когда принимал участие в жизни научных обществ Англии, общаясь с ведущими специалистами и философами. Изучение особенностей фауны и флоры Галапагосского архипелага, которое было связано с ростом теоретического понимания биоты островов в целом, скорее всего, сыграло решающую роль. На протяжении 22 лет Ч. Дарвин постоянно расширял и углублял теоретическое осмысливание фауны и флоры Галапагосов и завершил его публикацией «Происхождения видов».

Ч. ДАРВИН — САЛЬТАЦИОНИСТ. «КРАСНАЯ ЗАПИСНАЯ КНИЖКА»

Долгое время считалось, что Первая записная книжка с заметками по изменчивости видов, начатая Ч. Дарвином в июле 1837 г., — единственное свидетельство его ранних эволюционных взглядов. Первая записная книжка по вопросам эволюции переведена С. Л. Соболем на русский язык и опубликована в 9-м томе Академического собрания сочинений Ч. Дарвина в 1959 г.

Настоящим историко-научным открытием стала публикация Красной записной книжки Ч. Дарвина (Darwin, 1980). Она состоит из двух частей. Первая часть была написана во время путешествия с мая по конец сентября 1836 г. и посвящена проблемам геологии. Труднее установить дату написания второй части. Скорее всего, это было в конце марта 1837 г., поскольку принятая в ней классификация вымерших и современных животных дается Ч. Дарвином в той форме, в какой она сложилась после его консультаций со специалистами. Интересно, что Красная записная книжка может рассматриваться в качестве переходной между «морскими» и «сухопутными» записями Ч. Дарвина. Она представляет хорошую комбинацию геологических, зоологических и ботанических данных, которые отражают широкие познания гениального натуралиста. Красная записная книжка — общий предок будущих основных интересов и исследовательских линий Ч. Дарвина. Эта книжка «стоит в начале цепи явлений, которые идут от зарождения веры в мутабильность видов через его замечания о естественном отборе и затем спустя 20 лет к публикации „Происхождения видов“» (Herbert, 1980, p. 16).

Из анализа Красной записной книжки действительно можно сконструировать вполне определенную первую модель эволюции Ч. Дарвина. В этой книжке он оставил записи по таким кардинальным вопросам, как происхождение видов, адаптация и вымирание. Модель Ч. Дарвина не подтверждает широко принятое мнение, что эволюционная идея в геологии дала ключ к построению первоначального варианта теории биологической эволюции (Ghiselin, 1969; Gruber, 1974). Напротив, пытаясь объяснить эволюцию и вымирание видов, весной 1837 г. Ч. Дарвин начал двигаться в антилайелловском направлении (Kohn, 1980). Одновременно и теми же идеями он нанес удар и по Ж. Ламарку, отрицая градуальную картину филетической эволюции.

Из каких же источников вырос трансформизм Ч. Дарвина, изложенный в Красной записной книжке? Думается, прежде всего из личного опыта путешествия на «Бигле», а также из контактов с учеными, которые описывали его коллекции. Но до публикации Красной записной книжки никто не мог представить себе, что первоначальная система взглядов Ч. Дарвина на эволюцию носила сальтационистский характер.

С. Херберт высказала предположение, что из множества контактов Ч. Дарвина с разными исследователями в Лондоне наиболее важными были встречи с Р. Оуэном (Herbert, 1980).

Однако в Красной записной книжке Ч. Дарвин прежде всего внимательно проанализировал результаты описаний Дж. Гулдом двух видов страуса. 14 марта 1837 г. Дж. Гулд доложил на заседании Зоологического общества, что Ч. Дарвин открыл в Южной Америке существование интересной формы страуса, которая имеет меньшие размеры тела, чем известный вид (Rhea americana) (Gould, 1837c). Дж. Гулд возвел новую форму в ранг самостоятельного вида и в честь Ч. Дарвина назвал его Rh. darwini. Ч. Дарвин присутствовал на этом заседании, и такая информация не могла не подтолкнуть его к размышлениям. На «Бигле» Ч. Дарвин сомневался в том, были ли описанные Дж. Гулдом виды настоящими видами или вариетеми. Но Дж. Гулд обладал высочайшим авторитетом как орнитолог-систематик (см.: Sulloway, 1982, 1984). Что же следовало из новой информации и опыта Ч. Дарвина? Он знал, что ареалы двух близкородственных видов страуса частично перекрываются. Уже эта информация могла его побудить к рассуждениям, противоречащим воззрениям Ч. Лайелля. Как, например, два близкородственных вида могут выжить в области перекрывания ареалов?

Ведь подобная ситуация всегда анализировалась Ч. Лайеллем в аспекте конкурентного вытеснения видов. Далее, Ч. Ламарк утверждал, что между близкородственными видами существует нечувствительная градация. В данном случае близкородственные виды резко различались в размерах.

Ч. Дарвин также получил важную информацию от Р. Оуэна относительно вымерших и современных неполнозубых Южной Америки, например о лама-характерном виде из Южной Америки, который живет в аридной зоне Патагонии. Среди дарвиновской коллекции ископаемых из Патагонии было млекопитающее, которое Р. Оуэн описал как Macrauchenia и отнес к Camellidae. Ч. Дарвин постоянно держал в уме эту вымершую ламу. Климат Патагонии существенно не изменился со времени вымершей ламы. Естественно, встал вопрос, как объяснить вымирание.

Проблемы страусов и ламы решались Ч. Дарвином удивительным образом. «Рассуждаем о двух страусах в нейтральной зоне; больший [вид] покушается на меньшего. Изменение не является прогрессивным: создается одним ударом, если вид изменяется» (Darwin, 1980, p. 63). «Необходим толчок, чтобы вымершая лама (Llama) должна была умереть не в связи с изменением обстоятельств... Меня соблазняет мысль, что виды животных сотворены на определенный срок: они не исчезают вследствие изменения обстоятельств» (Darwin, 1980, p. 66).

Далее, рассуждения Ч. Дарвина основаны на совместном рассмотрении биогеографической и палеонтологической информации (страусы и лама). «Тот же самый вид отношения существует между страусами и между вымершей и современной ламой: в первом случае страусы и в последнем ламы положение во времени (или последовательные изменения в промежутке времени)... Не градуальное изменение или дегенерация [вымирание] в зависимости от обстоятельств... Если вид изменяется в другой, то это должно происходить посредством сальтации (per saltum), или же вид

может погибнуть» (ibid., p. 66). Общий эволюционный вывод о сальтационном видообразовании Ч. Дарвин сделал на основе синтеза данных биогеографии и палеонтологии. При этом он впервые перевел биогеографические факты (горизонтальные отношения) во временной аспект (вертикальные связи).

Вначале рассмотрим более внимательно первые два цитированных отрывка. В случае со страусами Ч. Дарвин выдвинул ряд альтернативных гипотез. «Больший [вид] покушается на меньшего». В современном понимании это означает, что больший вид вытесняет меньшего. Эта идея основана на предположении о вымирании как результате межвидовой конкуренции и целиком совпадает с воззрениями Ч. Лайелля. Затем он констатирует: «один вид изменяется». Чтобы объяснить эволюционное изменение, Ч. Дарвин предлагает два возможных способа. Первый — «изменение не является прогрессивным». Скорее всего, он держал в уме идею Ж. Ламарка и отверг ее. Возможно, это случилось по той причине, что два вида страуса резко различались в размерах. Другая альтернатива: новый вид «создается одним ударом» из старого вида. В целом идея Ч. Дарвина была совместима как с эволюционным подходом, так и с сальтационным видообразованием.

Во втором отрывке, с ламой, Ч. Дарвин прежде всего решал проблему вымирания. Он отклонил точку зрения Ч. Лайелля, что вымирание видов происходит в связи с изменениями в обстоятельствах. Более того, он четко склонялся к вере, что смерть вида запрограммирована, т. е. вымирание вида подобно смерти индивида.

При переходе к трансформизму Ч. Дарвин пытался оценить эволюционную значимость разных форм размножения. Аналогия между индивидом и видом составила основу его анализа. Следовательно, между этой аналогией и трансформизмом Ч. Дарвина существует прямая связь. В принципе он мог и не касаться этой проблемы. Но уже в Красной записной книжке Ч. Дарвин понял, что проблема размножения требует решения в рамках эволюционной методологии. Это не означает, что весной 1837 г. он уже решил все проблемы воспроизведения. Скорее всего, они были лишь поставлены и получили более полное решение в его следующей модели эволюции.

Вначале Ч. Дарвин пытался связать воедино все формы воспроизведения. Но вскоре он понял, что половое и бесполое размножение сильно отличаются друг от друга. Он явно отдавал предпочтение половому размножению: «...асексуальное воспроизведение лишь копирует родителей» (Darwin, 1980, p. 66).

Итак, весной 1837 г. Ч. Дарвин не только стал эволюционистом, но и предложил модель эволюции. Он использовал эволюционизм для объяснения труднейших фактов биогеографии и палеонтологии. При этом Ч. Дарвин целиком отказался от градуализма. Его позиция была исключительно сальтационистской. В то же время он пришел к аналогии «вид как индивид». На этой основе Ч. Дарвин объяснил вымирание как процесс старения вида. Эта же аналогия, или метафора, позволила ему связать проблемы воспро-

изведения и эволюции. Он не нашел идеи, позволившей объединить половое и бесполое размножение в единую теоретическую конструкцию. В итоге его сальтационизм лучше уживался с представлениями о ведущей роли полового размножения в эволюции.

ГРАДУАЛЬНАЯ МОДЕЛЬ ЭВОЛЮЦИИ БЕЗ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Начиная с 60-х гг. XIX в. Записные книжки Ч. Дарвина по трансмутации явились базовыми для реконструкции его эволюционных взглядов в ранний период творчества. В итоге сложилась международная школа исследователей творчества молодого Ч. Дарвина. Совершенно определенно наметились два принципиально различных подхода к анализу становления его эволюционных взглядов. При первом подходе Записные книжки рассматриваются как зародыш теории естественного отбора и даже «Происхождения видов». Более того, самые крайние представители утверждают, что уже в 1-й Записной книжке Ч. Дарвин высказывался о естественном отборе или даже обладал теорией естественного отбора, быть может, и в чем-то ограниченной (Beer de, 1963; Vorzimmer, 1965; Ruse,1975; Schweber, 1977).

Вторая и значительно меньшая по числу группа исследователей полностью отказывается от изучения творчества Ч. Дарвина путем экстраполяции концептуальной структуры «Происхождения видов» на прошлое в качестве историко-методологического ориентира (Kohn, 1980; Ospovat, 1981). Ч. Дарвин в 30-е гг. XIX в. разработал несколько оригинальных теорий, и из анализа его эволюционных построений еще не следует, что он обязательно должен был создать «Происхождение видов». При этом в творческом развитии Ч. Дарвина имело место взаимодействие разных моделей, в результате которого могло меняться отношение к, казалось бы, ранее отброшенным идеям. Хороший пример тому — Ч. Лайелль и Ж. Ламарк. В одной модели они резко критикуются, а в другой — занимают «теоретикообразующее» место, даже если их имена и не упоминаются. «Интеллектуальное развитие Ч. Дарвина должно прочитываться не как последовательные фазы, но как кумуляция пластов, каждый с различной сетью внутренних проблем, но все способны плодотворно взаимодействовать вокруг одной и той же точки» (Sloan, 1985, p. 71). Далее историк отмечает, что, если при изучении творчества Ч. Дарвина игнорировать множественные тематические линии, выпячивая одну из них, результат исследования будет крайне однобоким.

Ранее была сделана попытка выявить по возможности творческие линии, которые привели Ч. Дарвина к идее эволюции. Что же касается реализации этого подхода к реконструкции самих моделей эволюции, то уже на примере первой такой модели видно, что эта задача значительно сложнее.

Адаптация посредством генерации. Свою 1-ю Записную книжку по трансмутации видов Ч. Дарвин начал с обсуждения полового и бесполого размножения. Его основной интерес сосредоточился вокруг полового раз-

множения. Уже в первых записях, анализируя половое размножение, Ч. Дарвин дал ответ на вопрос о его эволюционном значении: «Мы знаем, что мир подвержен циклу изменений температуры и всех других обстоятельств, которые воздействуют на живые существа.

Мы видим, что молодь живых существ непрерывно становится измененной; или подвергается варьированию в соответствии с обстоятельствами: семена растений при посеве в плодородную почву производят много форм, между тем как новые особи, произведенные почками, константны, следовательно, мы видим, что образование потомства [размножение], по-видимому, здесь есть средство варьировать, или адаптации. Кроме того, мы знаем, что в процессе образования потомства даже разум и инстинкт находятся под воздействием [условий существования]» (Darwin, 1960a, p. 41).

В этом отрывке в сжатом виде Ч. Дарвин уже сформулировал ключевые моменты своей теории. Изменения в обстоятельствах, по Ч. Дарвину, влияют на генеративный процесс, вызывая создание молоди, которая отличается от их родителей. Эти отличия носят адаптивный характер. Таким образом, перемена во внешних условиях создает «тенденцию варьировать». Предполагается, что органические изменения автоматически являются адаптивными.

Прямая и однозначная связь между изменчивостью и адаптацией точно подтверждается записью, сделанной в этой же записной книжке, но чуть позднее: «Эта точка зрения предполагает, что на протяжении веков и, следовательно, изменений [в условиях среды] каждое животное имеет тенденцию изменяться. — В силу этого затруднение с доказательством [в отношении] кошек и других животных из Египта не является возражением, так как времени прошло мало и не произошло никаких значительных изменений.

Я считаю [наличие] двух видов страусов в Южной Америке серьезным доказательством возможности такого изменения, как мы видим в пространстве, могли происходить и во времени» (ibid., p. 43).

Ч. Дарвин ответил Ж. Кювье и Ч. Лайеллю, почему у египетских животных не произошло изменений. «Египетский материал» всегда был одним из главных возражений трансформизму (см.: Coleman, 1964, p. 146; Канаев, 1976). В этой связи он вновь обратился к страусам и удачно показал, что биогеография может служить надежным доказательством трансформизма, т. е. изменения в пространстве могут отражать изменения во времени.

Ч. Дарвин довольно подробно изложил свое понимание воспроизведения организмов и его участие в создании адаптивных изменений. Идея состоит в том, что при половом размножении зародыш проходит через серию стадий, которые являются рекапитуляцией анцестрального организма. «[Организм] наделен известным своеобразием (и наделен силой адаптации при посредстве истинного воспроизведения), имеется в виду, что каждая ступень прогрессивного возрастания организации, будучи повторена в матке, воспроизводит путь, который был пройден в процессе формирования данного вида» (Darwin, 1960a, p. 40). Как же этот процесс создает адаптацию? В сентябре 1838 г. Ч. Дарвин вновь вернулся к этому вопросу: «Каждая

теория воспроизведения существа проходит через целую серию форм, чтобы приобрести различия» (Darwin, 1960c, p. 150).

Во 2-й Записной книжке этот вопрос изложен более подробно (Darwin, 1960b, p. 76). Как и ранее, Ч. Дарвин не дает ответа на вопрос, почему изменения в яйце всегда создают адаптивные изменения в потомстве. Возможно, что отрывок из 3-й Записной книжки дает наиболее полное объяснение взглядов Ч. Дарвина на роль полового размножения в эволюции. «Истинная генерация дает силу адаптации... Здесь, вероятно, существует закон природы... Любой орган, который не используется, должен поглощаться. Этот закон действует против наследственной тенденции вызывать абортивные органы... Происхождение этого закона есть часть репродуктивной системы. Значение части хорошо для целого» (Darwin, 1960c, p. 147).

Теперь следует собрать вместе все рассуждения Ч. Дарвина о размножении, изложенные в первых трех записных книжках. Внешние перемены воздействуют на репродуктивную систему организмов и «информируют» о потребностях потомства. В результате возникают вариации. При этом воздействие условий на репродуктивную систему может происходить у животных через ум или привычки родителя. Если все это имеет место, то, кажется, проблема решена. «Может ли желание родителя создать какой-либо признак в потомстве? Если да, то адаптивность вида посредством генерации объяснена» (Darwin,1960a, p. 67).

В этот период Ч. Дарвин остался верным двум центральным положениям теории: органическое изменение есть аккомодация к обстоятельствам, и эта аккомодация происходит преимущественно через половое размножение. Адаптация — конечная причина генерации. Здесь важно следующее. Если в теории естественного отбора вариации размножаются и уже на них действуют борьба и естественный отбор, то в более ранней теории вариации сами по себе адаптивны.

В сальтационистской модели подразумевалась ключевая роль монстров (уродов, сальтаций) в видообразовании. Каково отношение Ч. Дарвина к этой проблеме в связи с созданием теории адаптации посредством генерации? Он предположил, что монстры отличаются от адаптивных новшеств лишь тем, что они не сохраняют адаптивное значение на протяжении всей своей жизни. Этот вопрос Ч. Дарвин обсуждал несколько раз (Darwin, 1960a, p. 65; 1960b, p. 84—85). Анализ этих материалов привел историков науки к иной точке зрения (Limoge, 1970, p. 46, 76; Kohn, 1980, p. 126). Они единодушно полагают, что случай с монстрами свидетельствует о том, что Ч. Дарвин развил идею «несовершенной» адаптации. Д. Кон пошел еще дальше: «Он (Дарвин. — *Я. Г.*) признавал, что адаптация является относительной по отношению к обстоятельствам» (Kohn, 1980, p. 126).

Если высказывания Ч. Дарвина об адаптивности монстров рассматривать самостоятельно, то в них можно найти любую современную идею. Но Д. Осповат обратил внимание на то, что принцип адаптации посредством генерации Ч. Дарвин рассматривал как жесткий закон, входящий в систему

других законов природы. Именно с таких позиций и следует рассматривать материалы о монстрах (Ospovat, 1981, p. 43).

Закон адаптации посредством генерации был направлен на объяснение Гармонии и баланса природы. Подобные законы искали многие современники Ч. Дарвина. Теоретические конструкции были направлены прежде всего на объяснение Гармонии между органическим и неорганическим мирами. В 30-е гг. XIX в. хорошо известный принцип адаптации имел под собой солидную фактическую основу. Принцип адаптации и другие законы трактовались как благожелательная деятельность Творца. Вот почему Ч. Дарвину так трудно было найти свой трансформистский вариант связи между размножением и адаптацией. Еще больше потребовалось от Ч. Дарвина усилий, чтобы приложить законы размножения и наследственности к эволюционному объяснению явлений. Именно приложение законов превращало трансформацию в факт.

Законы природы и градуализм. Закон адаптации посредством генерации находился в тесной связи с другими законами. Д. Осповат выделяет четыре закона в «предмальтусовский» период Ч. Дарвина: слитной наследственности, или закон смешанных (отдаленных) браков (law of intermarriages); закон гибридов, включая стерильность и реверсию к родительским формам; наследственное фиксирование признаков; потери признаков при близкородственном скрещивании.

История генетики во времена Ч. Дарвина освещена в литературе (Olby, 1966; Vorzimmer, 1970; Гайсинович, 1988). Широко бытовало мнение, что потомство, которое создается объединением двух особей, по своим признакам является промежуточным между родителями. Это положение Ч. Дарвин также принял и в начале 1-й Записной книжки отчетливо об этом писал (Darwin, 1960a, p. 41).

В те годы любая общебиологическая теория должна была объяснить то, что виды представляются постоянными во времени и в пространстве. Тенденция к варьированию путем генерации, по мнению Ч. Дарвина, находилась в конфликте с массой фактов из разных разделов естественной истории. Ответ последовал мгновенно. «Прекрасный закон смешанных браков, сочетающих признаки обоих родителей, и затем эти признаки увеличиваются до бесконечности» (Darwin, 1960a, p. 41). Теория трансформации была вложена в идею о важности полового размножения. Но Ч. Дарвин, как отметил Д. Кон, говорил о половом размножении в новом свете, в терминах отдаленного скрещивания (Kohn, 1980, p. 89). Новая трактовка полового размножения является бóльшим, чем просто физиологической функцией индивида. Скорее, он обсудил половое размножение как процесс, который связывает особи. Такой подход к полу открыл Ч. Дарвину новые исследовательские линии. Но вряд ли можно согласиться с мнением, что концепция полового размножения была шагом к созданию теории естественного отбора (Kohn, 1980, p. 88).

Закон отдаленных скрещиваний Ч. Дарвин обсуждал в связи с постоянством или трансформацией вида в пространстве и во времени. В этом аспекте явление слитности имеет место среди представителей одного вида,

живущего в границах определенного ареала. Слитность как закон представляла для Ч. Дарвина не физиологическое, а биогеографическое значение. Но чем благоприятна слитность? При слитности возникающие вариации будут равномерно распределяться среди «поселенцев» страны. Отсюда вытекает очевидная константность видов. Она, кажется, существует вопреки тенденции варьировать посредством генерации (Darwin, 1960a, p. 41). Представление о слитном характере наследственности было характерно для Ч. Дарвина и в 1837, и в 1859 гг., но оно не служило тормозом для развития эволюционных идей. Существовала полная совместимость между слитной генетикой и дарвиновым эволюционизмом.

В июле 1837 г. и позднее Ч. Дарвин четко сформулировал свою градуальную модель эволюции. Трансформация видов идет градуально вслед за длительными средовыми изменениями. Филетический взгляд на эволюцию как на ступенчатый, линейный процесс в ограниченном смысле напоминал концепцию Ж. Ламарка. Но самое интересное состоит в том, в Красной записной книжке такой сорт градуализма Ч. Дарвин начисто отвергал. В 1837—1838 гг. он как бы вывел градуализм из «полового механизма». Проблема слитной наследственности оказалась столь важной в теории Ч. Дарвина, что он возвращался к ней и при обсуждении многих других проблем.

Ч. Дарвин хорошо понимал, что для его теории должны быть найдены законы, которые склонны сохранять изменение после того, как оно возникло. Для решения этой проблемы он собрал много фактов и обобщений из селекции, естественной истории, которые имеют отношение к скрещиванию и гибридизации (подробнее см.: Vorzimmer, 1970). Гибриды должны быть стерильными, они склонны к большему сходству с одним из родителей. Когда фертильное потомство возникает в результате скрещивания, то в следующих поколениях оно имеет тенденцию возвращаться к родительским типам. Среди форм достаточно несхожих существует «отвращение к отдаленным скрещиваниям», и чем больше они отличаются друг от друга, тем более скрещивание становится физически невозможным. Уже в 1-й Записной книжке Ч. Дарвин думал об этих ситуациях в связи с эволюцией и даже более конкретно — видообразованием. «Как только какой-либо вид образовался посредством сегрегации или перемен в части страны, отвращение к скрещиванию не столь близких сородичей поддерживается в нем» (Darwin, 1960a, p. 44).

Третий закон достаточно важен и разнороден. Ч. Дарвин называл его «моя теория генерации». Существуют признаки, которые наследственно инертны, т. е. они сохраняются в большом числе поколений. Как правило, это признаки, которые более закреплены в самом начале своего возникновения. Они-то и становятся наследственными. Этот закон был заимствован Ч. Дарвином из работ британского ихтиолога и орнитолога У. Ярреллы (William Yarrell, 1784—1856): при скрещивании гибриды более похожи на более старые расы; признаки старейшего вариетета выражены в потомстве более ярко. «М-р Яррелла говорит, что при скрещивании старой расы с более молодой гибридный вариетет имеет сходство главным образом с первой...» (Darwin, 1960a, p. 57).

Далее теория генерации обсуждается в связи с градуальностью эволюции: «Является ли допущением сказать, что генерация создает молодь, которая способна производить себе подобных? Наследственны ли монстры? Имеет ли атавизм отношение к этому закону?

Локальные вариететы образуются с крайней медленностью, даже когда изоляция от общих обстоятельств эффектна» (Darwin, 1960b, p. 88). «В отношении моей теории генерации факт отсутствия руки у родителя не значит отсутствия руки у ребенка. Моя теория генерации правильна» (ibid., p. 89). Ч. Дарвин привел и другие примеры, по его словам, ненаследования признаков монстров (см.: ibid., p. 91—92).

Наиболее важная сторона закона наследственной инертности состоит в его эволюционном приложении. Этот аспект проблемы также изложен во 2-й Записной книжке. Ч. Дарвин обнаружил тесную связь между законами наследственной инертности и законом генерации. Первый закон был прямо приложен Ч. Дарвином к объяснению кумуляции и сохранению изменений. В этом отношении закон наследственной фиксации был уже собственным творением Ч. Дарвина и выдвинут им в качестве доказательства теории трансформации.

Четвертый закон — закон инбридинга — был принят многими селекционерами, и задача Ч. Дарвина состояла в том, чтобы этот закон интегрировать в свою теорию. Закон инбридинга, скорее всего, указывает путь эволюционных изменений в малых популяциях, где частота близкородственных скрещиваний неизбежна. В больших же популяциях инбридинг не создает эволюционных изменений: «когда два очень схожих индивида объединяются, их потомство будет похожим на обоих». Кроме того, пишет Ч. Дарвин, «инбридинг подобен асексуальному размножению, делая всех особей схожими» (Darwin, 1967, p. 164—165).

Итак, к сентябрю 1838 г. Ч. Дарвин обладал набором принципов, или законов, которые, как он думал, объяснили роль полового размножения в формировании эволюционных изменений. Даже постоянные слабые перемены в среде (суровость зимы, локальные передвижения животных) вызывают слабые индивидуальные различия в строении, инстинкте, уме. Эти слабые различия, естественно, сливаются или подвергаются реверсии (см.: Darwin, 1960c, p. 149). Из закона Ч. Дарвина о наследственной фиксированности следует, что одни структуры более изменчивы, чем другие. Именно постоянные медленные геологические изменения способны создавать альтерации, которые затрагивают более стабильные внутренние части организмов. Если большие внешние перемены воздействуют на особи, населяющие часть непрерывного ареала вида, то скрещивание с неизменившимися формами может предотвратить полную адаптацию. Но если такие перемены воздействуют на все особи, населяющие непрерывный континентальный ареал, или если они воздействуют на изолированную основную группу особей вида, то органическое изменение будет кумулироваться. Альтерации, которые сохраняются во многих поколениях, все более становятся фиксированными в наследственной конституции. Следовательно, если новый вид приходит в контакт с неизменным родительским видом, то они будут скрещиваться,

а если это произойдет, то потомство будет стерильным. Слияние, таким образом, не сгладит изменения.

Хотя законы генерации сами по себе не могли объяснить адаптацию, Ч. Дарвина это не очень беспокоило. Эти законы служили другим целям, таким, например, как объяснить однообразие видов, стерильность гибридов, реверсию и др. Но каково основание для существования законов? Скорее всего, они существуют как система Творца и служат целям пригонки между органическим и неорганическим мирами. Таким образом, трансформизм вполне укладывался в телеологическое видение мира. Ведь законы генерации как уникальный продукт Творца являются законами трансформации.

Адаптация и вымирание. К весне 1838 г. Ч. Дарвин вполне очевидно пришел к заключению, что теория трансформации должна одновременно объяснить адаптацию и вымирание. Причем объяснения должны быть «вписаны» в более широкую картину Гармонии и Совершенства мира. Именно эта исследовательская задача планировалась еще в конце 1-й Записной книжки. «Если моя теория верна. — Мы идем, чтобы открыть причины изменений. — Способ адаптации (желание родителей?), инстинкт и строение становятся сполна темой рассуждения и линией наблюдения» (Darwin, 1960a, p. 68—69).

Замысел Ч. Дарвина был грандиозен. Он предполагал, что его «теория» может реорганизовать изучение всей естественной истории. План может быть реализован лишь при открытии закона адаптации. Вся 2-я Записная книжка свидетельствует о том, как много он размышлял над проблемой адаптации, искал разные варианты объяснения. Например, Ч. Дарвин предполагал, что длительное упражнение привычек и поведенческих инстинктов в ответ на средовые изменения вызывает изменения в строении. «Перед изменением структуры изменяется инстинкт» (Darwin, 1960b, p. 87; см. также p. 89 и др.). Наиболее точное высказывание о теории привычка—инстинкт—структура следующее: «...действие привычки, вероятно, есть первый этап. Но почему некоторые действия становятся наследственными и инстинктивными, а другие нет. Значит, они действуют через много поколений. Структура изменяется медленно. Поэтому она может изменяться тогда, когда действие проходит через много поколений в том же самом направлении» (ibid., p. 102—103).

Это, конечно, есть доктрина Ж. Ламарка, которую Ч. Дарвин якобы слегка реализовал и свободно включил в свою теорию генерации. И здесь возникает сложный вопрос об отношении Ч. Дарвина к Ж. Ламарку. Действительно, Ж. Ламарк полагал, что изменения в привычках предшествуют структурным изменениям. Эта идея составила основу его понимания отношений между организмом и средой. Но находился ли Ч. Дарвин под прямым влиянием Ж. Ламарка? Определенный ответ очень трудно «выудить» из записных книжек. Уверенно можно лишь сказать, что в период работы над 2-й и 3-й Записными книжками Ч. Дарвин оценивал Ж. Ламарка значительно выше, чем в начальный период деятельности. Он сравнивал его с Хэттоном в геологии (см.: Darwin, 1960b, p. 93).

И все же теория привычка—инстинкт — изобретение Ч. Дарвина. Связь между идеей, что изменения в привычке предшествуют структурным изменениям, и его теорией генерации даже более тесная, чем предполагают историки науки (Kohn, 1980; Ospovat, 1981). «Ламаркистская идея» появилась у Ч. Дарвина с целью решения ключевых трудностей, с которыми столкнулась его теория. Новые разновидности могут возникать, если привычка предотвратит «заболачивающие» эффекты при скрещивании (Darwin, 1960b, p. 84). Инстинкты предотвращают родственные вариететы от скрещиваний до того, как структурные различия возникнут, чтобы сделать скрещивание полностью невозможным. Таким образом, Ч. Дарвин использовал привычку в качестве причины, создающей репродуктивную изоляцию (Darwin, 1960b, p. 87, 89).

Существует несколько линий рассуждений Ч. Дарвина о вымирании, и все они тесно связаны. Самая простая нить рассуждений выражена в его афоризме: вымирание есть результат «потери адаптации при изменении обстоятельств». Вторая линия прямо связана с концепцией экономии природы Ч. Лайелля. Последний и многие его современники верили в предустановленную приспособленность вещей. В мире в данное время существует вполне определенное число стаций, и они населены растениями и животными, которые в совершенстве адаптированы к ним. Когда происходят геологические и другие изменения, некоторые организмы становятся неприспособленными. Творец создает хорошо адаптированные формы, и они замещают своих предшественников (сукцессия). В итоге поддерживается Гармония природы. Сторонники трансформации (например, Ж. Ламарк) отрицали вымирание как явление.

Конструируя свою теорию, Ч. Дарвин сделал почти невозможное. Он был трансформистом и признавал вымирание, был сторонником идеи Гармонии природы и одновременно признавал дисгармоничное явление как вымирание. Как все это вместе уживалось? Уже в 30-е гг. у Ч. Дарвина не было сомнений в реальности явлений вымирания видов. Это он хорошо усвоил как собиратель ископаемых млекопитающих Южной Америки. На теоретическом уровне Ч. Дарвин должен был создать свою концепцию Гармонии природы, в которой вымирание должно стать неизбежной частью процесса эволюции.

Такая концепция была создана. В записных книжках он неоднократно писал, что число видов на Земле в масштабе геологического времени должно быть постоянно. Ясно, что этой идее Ч. Дарвин был обязан Ч. Лайеллю. И это не случайно. В те годы Ч. Лайелль был единственным ученым, кто пытался синтезировать геологию и биологию (Ospovat, 1977). Органический мир, по Ч. Лайеллю, периодически флюктуирует с большими циклами климата. Между идеей о постоянстве числа видов на Земле и рассуждениями Ч. Дарвина о филетическом ветвлении существует тесная связь. Уже в самом начале своих рассуждений Ч. Дарвин допускал, что эволюция скорее есть ветвление, чем линейный процесс. Географическая изоляция и перемены в условиях могут вести к увеличению числа видов. Но Гармония природы запрещает увеличение числа видов. На первый взгляд кажется парадоксаль-

ным, что Дарвин одновременно верил в Гармонию природы и филетическое ветвление. Но дело в том, что филетическое ветвление предполагает веру в вымирание части видов. Это следствие из своих построений Ч. Дарвин изобразил в виде древа жизни.

Многие историки и биологи утверждали, что палеонтологические находки Ч. Дарвина одним ударом решили всю проблему вымирания. Все выглядит куда сложнее. Он полагал, что предки («отцы») после перемен во внешних условиях теряют свою адаптивность и вымирают. Потомки же «отцов» должны обладать более высокой адаптивностью и выживать. Но как доказать ветвящийся характер эволюции и, главное, как это согласуется с постоянным числом видов на Земле. Большие южноамериканские млекопитающие, которых открыл Ч. Дарвин, указывали на то, что родители современных форм вымерли и при этом не развили новых форм: «Полный конец определенных форм из Южной Америки (независимо от внешних причин) кажется весьма вероятным. Mem., лошадь, лама и пр. пр.» (Darwin, 1960a, p. 45).

Итак, решая проблему вымирания видов, Ч. Дарвин внес новый момент в проблему адаптации. Виды чаще всего вымирают не потому, что они плохо адаптированы, а для того, чтобы поддержать постоянное число видов и Гармонию природы. Следует полагать, что нарушение скрещивания или геологические перемены, по Ч. Дарвину, — это вторичное объяснение по сравнению с идеями баланса и Гармонии природы (Ospovat, 1981).

Видообразование и филогения. Именно во взглядах Ч. Дарвина на видообразование вполне четко видны контуры его первой градуальной модели эволюции. Эта модель, скорее всего, родилась из его первоочередной задачи объяснить географическое распространение видов. Уже из Красной записной книжки видно, что биогеография была важнейшим источником доказательств, превративших его в трансформиста.

Ч. Дарвин рассматривал две основные биогеографические ситуации: широко расселенные материковые виды и малочисленные изолированные виды, обитающие на островах.

Когда он приложил свою теорию генерации к первой ситуации, то пришел к выводу, что материковые виды являются, как правило, высокостабильными. Эта константность и морфологическое однообразие поддерживаются законом отдаленных браков. Поэтому эволюция у таких видов имеет пределы, которые сдерживают увеличение числа видов (видообразование).

Чтобы все-таки решить проблему видообразования, Ч. Дарвин обратился к анализу островных видов. Именно обращение к островам дало ему возможность решить «континентальную» проблему и проблему мультипликации видов. При этом он сделал это в рамках предложенного «полового механизма». Действительно, слитный характер наследственности вполне совместим с его видением трансформизма. Виды кажутся постоянными, но они медленно изменяются во все времена. Это был не только градуализм, но вполне законченный филетический взгляд на эволюцию.

Однако «островной» подход позволил Ч. Дарвину создать новую модель эволюции, которая включала географическую изоляцию и инбридинг.

Ч. Дарвин вновь начал с уже упомянутого примера, который постоянно цитирует Ч. Лайелль: «Египетские кошки и собаки и ибисы — те же, что и в древности, но отделите какую-нибудь пару и поместите ее на острове — весьма сомнительно, останутся ли они неизменными; не говорят ли, что близкородственные браки (marrying in) ухудшают расу, т. е. изменяют ее форму в каком-то направлении...» (Darwin, 1960a, p. 42). В отличие от Ж. Ламарка, Ч. Дарвин представил свой аргумент в пользу эволюции египетских мумий. Этот аргумент вытекал из его опыта изучения островного видообразования. Изоляция в новых условиях обеспечивает наследственную адаптацию и, следовательно, трансформацию вида. Новая идея Ч. Дарвина была также основана на другом аспекте полового воспроизведения — инбридинге. Изоляция пары особей давала возможность сохранить тенденцию варьировать путем генерации.

В историческом контексте важно отметить, что объяснение Ч. Дарвином видообразования путем изоляции оказало самое разнообразное воздействие на его теорию. Прежде всего идея пространственной изоляции позволила ему найти сильный аргумент в пользу эволюционизма. Такие авторитетные историки, как Д. Кон (Kohn, 1980) и Ф. Сулловей (Sulloway, 1984), точно подметили, что идея изоляции позволила Ч. Дарвину разработать новую стратегию для объяснения быстрой эволюции и увеличения числа видов. В конечном итоге идея быстрой мультипликации видов привела его к идее ветвящейся филогении.

Ч. Дарвин предложил две модели происхождения видов: видообразование путем кумулятивного изменения (строго линейный трансформизм) и видообразование посредством изоляции. Каждое объяснение было стимулировано географическим началом: непрерывные области для линейного изменения и острова для увеличения числа видов путем изоляции. «Согласно этой точке зрения, животные на изолированных островах должны стать различными, если достаточно долго содержать их раздельно в слегка различных условиях. Таковы, например, галапагосские черепахи, пересмешники, фолклендская лисица, лисицы с о-ва Чилоэ» (Darwin, 1960a, p. 42).

Ключевым моментом для обсуждения связи между видообразованием и филогенией служит знаменитая фраза: «Изменения, как мы видим в пространстве, могли происходить и во времени» (Darwin, 1960a, p. 43). Эта идея Ч. Дарвина обосновывается ссылкой на южноамериканских страусов, т. е. на континентальные виды, а не на виды, обитающие на островах. Затем, когда Ч. Дарвин пришел к первой из двух диаграмм древа (коралла) жизни, он показал, что ветвление может начаться с одной точки. Еще раньше он особо отметил, что «организованные существа представляют собою древо, нерегулярно ветвящееся» (Darwin, 1960a, p. 43). Именно последние слова Ч. Дарвина свидетельствуют о том, что метафора древа жизни представляет собой комбинацию двух моделей видообразования. Прямолинейная модель дает нерегулярность, а «изоляционная» — ветвление.

Обе модели видообразования возникли из взаимодействия между предложенным Ч. Дарвином половым механизмом и фактами географического

распространения видов. Поэтому можно утверждать, что в конечном итоге и метафора древа жизни возникла из взаимодействия упомянутых факторов. Прежде всего следует отметить, что первые шаги перехода от видообразования к происхождению высших таксонов обсуждались до изображения ветвящейся филогении. Так, например, Ч. Дарвин писал: «Согласно этому представлению о последовательном образовании видов мы можем видеть, почему какая-либо форма специфична для континентов: все [виды одного рода] — потомки одного предка» (Darwin, 1960a, p. 42—43). Вслед за этим Ч. Дарвин начал конструировать свою концепцию ветвящейся филогении: «Каждое последующее животное ветвится вверх, ведя к образованию различных типов организации» (Darwin, 1960a, p. 43). И лишь после этих слов он впервые употребил выражение «древо жизни».

Метафора древа жизни стала для Ч. Дарвина эмблемой не только филогении, но и всей теории.

В целом в теории Ч. Дарвина преобладал гармоничный взгляд на природу, что нашло свое выражение в идее совершенной адаптации. Сама попытка Ч. Дарвина открыть строгие законы природы говорит о том, что он рассматривал мир как гармоничную систему творения. В этом отношении Ч. Дарвин оставался в рамках британской культуры первой четверти XIX в. (подробнее см.: Cannon, 1978). С. Кэнон полагает, что здесь нет никаких противоречий, так как идея трансформизма не требовала каких-либо резких уклонений от традиционных концепций. Д. Осповат верно полагает, что альтернативная перспектива появилась у Ч. Дарвина лишь после того, как он сформулировал теорию естественного отбора (Ospovat, 1981, p. 59).

ТОМАС МАЛЬТУС И АДАМ СМИТ: ИНТЕЛЛЕКТУАЛЬНЫЙ ВЗРЫВ

А. В. Яблоков точно отметил, что возникновение идеи естественного отбора требует очень широкого анализа жизни и деятельности Ч. Дарвина в контексте викторианской Англии (см. настоящее издание).

Историки науки в 70—80-е гг. пришли к единодушному мнению, что шотландские экономисты преддарвиновского поколения сыграли доминирующую роль в возникновении теории естественного отбора. Чтение труда Т. Мальтуса Ч. Дарвином в сентябре—октябре 1838 г. буквально вызвало интеллектуальный взрыв и было решающим эпизодом в радикализации теории эволюции. Суть идеи Т. Мальтуса состоит в том, что любая популяция животных и человека склонна увеличиваться в геометрической прогрессии. Но запас пищи увеличивается в арифметической прогрессии. Поэтому между членами популяции будет происходить интенсивная индивидуальная борьба за пищу. Численность любой популяции держится на постоянном уровне еще и потому, что лимитирующими факторами выступают болезни и эпидемии.

Сейчас проявляется огромный интерес к творчеству Т. Мальтуса. В 1986 г. в Великобритании вышло 8-томное собрание его сочинений. Во

вступительной статье к этому изданию Е. Врагли указал, что Т. Мальтус был первым, кто сконструировал всестороннюю социальную науку. Ни один из экономистов прошлого не оказал такого решающего влияния на развитие экономической мысли в XX в., как Т. Мальтус (Malthus, 1986; см. также: Porter, 1987).

С. Гулд полагает, что влияние Адама Смита на Ч. Дарвина было еще более сильным (Gould, 1990). Действительно, теперь хорошо известно, что в течение решающих месяцев 1838 г. он изучал учение А. Смита (см.: Manier, 1978). Теория естественного отбора очень сходна с главной доктриной рыночной экономики. На философском языке это означает, что две теории являются изоморфными, т. е. структурно сходными, хотя предметы исследования у них разные. Суть свободной экономики состоит в том, что отсутствует какое-либо вмешательство в систему при помощи высших законов. Индивиды просто борются за персональную выгоду. В этой борьбе неэффективные устраняются и наступает равновесный баланс. Система Ч. Дарвина, по С. Гулду, работает точно в такой же манере, только еще более безжалостно. Организмы борются за выживание и репродуктивный успех, и сверху нет никакой регуляции. «Невидимая рука» в экономике А. Смита действует и на эволюционной сцене и ведет к элиминации Бога.

При чтении трудов А. Смита Ч. Дарвин обратил внимание на рассуждения об обществе, состоящем из свободных индивидов. Уже здесь был заложен импульс к популяционному мышлению, на важности которого так настаивают М. Гизелин (Ghiselin, 1969) и Э. Майр (Mayr, 1982,1991).

В разных источниках Ч. Дарвин указал, что круг его чтения в 1837—1839 гг. был необычайно широк. Много литературы он читал по философии, социологии и демографии (У. Уэвелл, Дж. Гершель, Д. Брэстер, О. Конт, У. Дирхэм) и статистике (А. Кэтле). В августе 1838 г. Ч. Дарвин прочитал обзор Д. Брэстера «Курс позитивной философии Конта», где имелись ссылки на исследования А. Кэтле (см.: Herbert, 1977). Такого рода материалы могли способствовать концентрации внимания Ч. Дарвина на количественных закономерностях в популяциях. «Чтение обзора работ Кэтле помогло Дарвину понять популяционный рост по Мальтусу», — писал Швебер (Schweber, 1977, p. 236). Идеи Кэтле были хорошо известны в Англии. В 1833 г. он в очередной раз посетил Кембридж и на встречах с британскими учеными предлагал организовать статистическое общество, которое и было создано в 1834 г. в Лондоне. Кэтле вел активную переписку с У. Уэвеллом. Уэвелл и Ч. Дарвин часто встречались в 1837—1839 гг. на заседаниях Геологического общества. Деятельность этого общества существенно отличалась от работы других научных обществ: на его заседаниях всячески поощрялись дискуссии по теоретическим и философским проблемам (см.: Rudwick, 1963, p. 336).

В 30-х гг. XIX в. в Англии начала интенсивно развиваться философия науки, и Ч. Дарвин внимательно следил за литературой и дискуссиями. Так, в 1837—1842 гг., когда Ч. Дарвин жил в Лондоне и работал над проблемой вида, шли дискуссии между У. Уэвеллом и Дж. Стюартом Милем по

проблеме научного метода. Дискуссия во многом касалась понятия «индукция». Она повлияла и на воззрения Ч. Дарвина. Хорошо известно, что термин «индукция» первоначально был использован Ф. Бэконом в противоположность «дедуктивному методу» Аристотеля. Бэкон был родоначальником научной революции, но ведущие британские философы (Гершель, Уэвелл, Миль) понимали, что наука не состоит лишь из индуктивного метода. Почитая Ф. Бэкона, британские философы употребляли термин «индуктивный» в смысле «научный». Для Гершеля и Миля индукция — открытие эмпирических законов в фактах. В «Автобиографии» Ч. Дарвин указал, что он следовал бэконовскому методу. При оценке этих слов надо помнить обстановку в британской философии науки.

Важно и то, что в трудах британских философов и социологов идея индивидуальной конкуренции в капиталистическом обществе излагалась в виде количественной закономерности. Идея о конкуренции среди индивидов была ближе к мыслям Дарвина, чем типологические идеи биологов, геологов и теологов о межвидовой конкуренции, поддерживающей баланс и Гармонию природы (Ghiselin, 1969,1982; Limoge, 1970; Gale, 1972; Schweber, 1980; Mayr, 1982, 1991).

С середины 1837-го по 1839 г. Ч. Дарвин постоянно обращался к анализу причин наследственной изменчивости. Он, очевидно, полагал, что освещение этих вопросов существенно для объяснения механизма эволюции. Именно изучение проблем изменчивости привело Ч. Дарвина к широкому использованию материалов по гибридизации, селекции и доместикации. Во 2-й Записной книжке (февраль—июль 1838 г.) возражения против эволюционной роли сальтаций и монстров черпались Ч. Дарвином из материалов по селекции и доместикации. Из этих же источников формировался набор аргументов против взглядов на универсальную роль гибридизации в эволюции (Darwin, 1960b). Вместе с тем даже после открытия естественного отбора элементы сальтационизма встречаются в Записных книжках и других рукописях Ч. Дарвина. Нет убедительных доказательств, что к идее случайной вариации Ч. Дарвин пришел до открытия идеи естественного отбора или одновременно с ее появлением.

С июля 1838 г. постепенно начали складываться новые взгляды Ч. Дарвина на наследственную изменчивость. Записи, сделанные в 4-й Записной книжке (октябрь 1838 г. — июль 1839 г.), свидетельствуют о том, что даже спустя несколько недель после чтения Т. Мальтуса идея случайной вариации еще не стала частью его теории. 4 октября 1838 г. Ч. Дарвин сделал такую запись: «...изменение формы является иногда адаптацией расы к некоторым измененным обстоятельствам» (Darwin, 1960d, p. 160). Этот отрывок звучит как в предмальтусовский период, так как указание на расу подразумевает, что все особи варьируют в одном направлении. И об этом Ч. Дарвин писал несколько раз.

Скорее всего, лишь к марту 1839 г. случайная вариация стала важной частью теории Ч. Дарвина (см.: Darwin, 1960d, p. 172). Любопытно, что, обсуждая роль случайных вариаций в эволюции, он использовал сельскохозяйственный материал. Это еще раз подтверждает, что сельскохозяйст-

венный и доместикационный материал сыграли важнейшую роль в формировании новых взглядов Ч. Дарвина на изменчивость.

Э. Майр тонко подметил, что из исследований животноводов Ч. Дарвин приобрел ряд ценных концепций: «Наиболее важной среди них было подчеркивание индивидуальности каждого члена стада. Это было важнее, чем практика искусственного отбора» (Mayr, 1982, p. 486). Под воздействием исследований животноводов Ч. Дарвин, по мнению Э. Майра, начал переходить от эссенциализма к популяционному мышлению (ibid., p. 493). М. Рьюз обратил внимание на то, что в середине 1838 г. Ч. Дарвин читал брошюры по разведению животных, написанные Дж. Себрайтом и Дж. Уилкинсом (Ruse, 1975). Оба автора писали о действии искусственного отбора по аналогии с гибелью животных в природе. Ссылки Ч. Дарвина на упомянутые труды во 2-й Записной книжке дали М. Рьюзу повод для предположения о наличии у него ограниченной концепции естественного отбора. Такой вывод вовсе не противоречит, как считал Рьюз, приверженности Ч. Дарвина гипотетико-дедуктивному методу исследования. После того как Ч. Дарвин оценил многочисленные эффекты популяционного давления, он создал собственно теорию естественного отбора.

Безусловно, доместикационный материал сыграл важную роль в становлении идеи естественного отбора. Но и М. Рьюз (Ruse, 1975), и С. Швейбер (Schweber, 1978) слишком форсируют события, стараясь всячески доказать, что Ч. Дарвин обладал идеей случайной вариации до чтения Т. Мальтуса. Но и после этого чтения Ч. Дарвин продолжал настаивать на том, что в природе проявляется деятельность Творца через «большую систему законов» (см.: Gruber, 1974, p. 416–419).

Все сказанное ведет к выводу, что Ч. Дарвин еще не сформулировал четко идею случайной вариации. При отсутствии такой идеи эволюционизм Ч. Дарвина по-прежнему уживался с идеей предустановленной гармонии. Отсюда становятся понятными его слова, относящиеся к ноябрю 1838 г.: «Я не знаю законов видового изменения». И далее: «Законы вариации рас, может быть, наиболее важны в понимании законов видового изменения» (Darwin, 1960d, p. 164). Создание теории естественного отбора растянулось у Ч. Дарвина на многие годы.

И все же приведенные материалы свидетельствуют о том, что возникновение самой идеи естественного отбора происходило в неком общем контакте или тесном взаимодействии социальной, биологической и сельскохозяйственной мысли.

В целом же путь к созданию теории естественного отбора был слишком сложным, чтобы его можно было бы свести к какому-либо одному фактору, например изучению практики животноводов, прочтению трудов Т. Мальтуса и А. Смита или исследованиям по островной биогеографии Галапагоса. Теория естественного отбора не была создана в один прием и в один день.

В конце 30-х гг. XIX в. взгляды Ч. Дарвина на изменчивость и адаптацию были еще принципиально иными, чем они известны читателю по «Происхождению видов». Трудно поверить, чтобы ученый в один день изменил свое мировоззрение. Когда Ч. Дарвин читал Т. Мальтуса и

А. Смита, он не сразу отбросил свою веру в совершенную адаптацию и в Гармонию природы. Даже в 40-е гг. XIX в. он сохранил некий теологический контекст в своей теории.

И все же столь быстрое влияние Т. Мальтуса и А. Смита, по-видимому, было продиктовано предшествующей научной деятельностью, характером чтения и размышлениями. Кроме того, в историческом контексте прежде всего нужно учитывать уровень теоретизирования Ч. Дарвина в период, связанный с чтением Т. Мальтуса, о влиянии которого так энергично и однозначно настаивают историки науки.

Что же конкретно могло дать Ч. Дарвину чтение книги Т. Мальтуса в конце сентября—начале октября 1838 г.? Представления об экспоненциальном росте численности популяций в идеальных условиях (при отсутствии лимитирующих факторов) могли породить количественные оценки интенсивности индивидуальной конкуренции. Не обладая даже идеей случайной вариации, Ч. Дарвин сумел соединить сам факт изменчивости с принципом конкуренции за ограниченные ресурсы. Как раз эта логическая связь послужила основанием для появления теории естественного отбора. Именно после чтения Т. Мальтуса перед Ч. Дарвином открывалась принципиально новая творческая перспектива, связанная с зарождением популяционного подхода.

Но у Ч. Дарвина не было прямых данных о действии естественного отбора, поэтому аналогия между естественным и искусственным отбором в какой-то мере служила компенсацией. Искусственный отбор, как и вся деятельность в области доместикации, выполнял роль полигона, на котором шла проверка следствий теории естественного отбора (Галл, 1983, 1993). Первое письменное утверждение Ч. Дарвина об аналогии между сорто-, породообразованием и эволюцией в дикой природе датируется 16 декабря 1838 г. Порядок изложения идей в цитате, скорее всего, отражает последовательность их формирования: «Самая замечательная часть в моей теории состоит в том, что доместицированные расы созданы точно так же, как и виды, но последние более совершенны и процесс создания шел гораздо медленнее» (Darwin, 1960d, p. 167). В «Происхождении видов» порядок изложения идей противоположный. Новая последовательность изложения идей, по мнению Ч. Дарвина, позволит лучше понять теорию.

Подведем некоторые итоги. Весну 1837 г. следует считать кульминационным моментом в переходе Ч. Дарвина от креационизма к эволюционизму. Из теоретического осмысления научных результатов путешествия Ч. Дарвин прежде всего формировал нестандартные эволюционные доказательства. Нет надежных данных о том, что его путь к идее эволюции был связан с изучением какой-либо одной или нескольких конкретных групп животных во время путешествия или позднее (вымершие неполнозубые Южной Америки или вьюрки Галапагоса). Так, например, Ч. Дарвин не знал об адаптивной природе различий в размерах клюва у вьюрков. Без таких знаний невозможно реконструировать направления адаптивной эволюции группы, показать эволюционную роль естественного отбора.

От принятия идеи эволюции до открытия эволюционной роли естественного отбора прошло 13—14 мес. Этот короткий период характеризуется необычайно высокой творческой активностью. Путь к идее естественного отбора не был прямолинейным и не совпадал с порядком изложения этой концепции в «Происхождении видов» или в современных монографиях и учебниках. Прежде чем стать селекционистом, Ч. Дарвин как бы прошел путь сальтациониста и механоламаркиста. На самом же деле смена концепций была еще более сложной, и каждая из них включала идеи, которые сейчас кажутся логически несовместимыми. К лету—осени 1838 г. Ч. Дарвин развил критику сальтационизма и механоламаркизма и как будто остался без какой-либо руководящей идеи. Разочарование в ранних идеях в итоге завершилось пониманием важнейшей роли естественного отбора. Процесс шел постепенно, с ускорением темпов.

Не следует забывать, что становление эволюционизма Ч. Дарвина происходило в период его тесных контактов с Р. Оуэном и С. Гулдом, которые всю жизнь оставались креационистами. Ч. Дарвин опирался на доказательства, которые были хорошо известны его современникам. Р. Оуэн, С. Гулд и другие систематики превосходили его как специалисты. Но Ч. Дарвин был значительно сильнее их в области теоретических обобщений. Для него было характерно уникальное сочетание энциклопедизма, оригинальности теоретического мышления и глубокого эмпиризма. Именно эти качества были необходимы ему для изложения идеи эволюции в виде естественнонаучной теории.

Несмотря на принципиальную смену концепций, в творчестве Ч. Дарвина можно проследить глубокую преемственность идей, отражающих влияние науки и культуры в целом. На различных этапах творчества он верил в совершенную адаптацию и в Гармонию природы. Природа как гармонизированная система создана Богом при помощи целесообразных законов. Эта вера в свое время была исключительно полезной и оказала широкое влияние на натуралистов XIX в. Но в отличие от современников Ч. Дарвин полагал, что эволюция — это факт и она выполняет функцию поддержания порядка и Гармонии, возникших в результате Творения. Антиэволюционные, теологические представления сыграли ключевую роль в определении путей теоретизирования Ч. Дарвина в области эволюции.

Более того, даже первая версия идеи естественного отбора возникла в качестве объяснения механизма поддержания Гармонии природы. И здесь прослеживается преемственность научных представлений и влияние культурологического фактора. Историки науки часто отмечают, что теория естественного отбора была создана, чтобы объяснить адаптацию. Думается, что этот вопрос сложнее. И здесь нужно упомянуть, что для естественного теолога или политэкономиста важно было показать, что существующий социальный и политический порядок есть порядок, установленный Богом. За много лет до того, как Ч. Дарвин начал записи по эволюции, натуралисты установили, а теологи быстро восприняли идеи совершенной адаптации и целесообразной вариации в качестве «очевидной характеристики мира». Ч. Дарвин воспринял эти идеи, и они даже вошли в первый набросок теории естественного отбора.

Ч. Дарвин не был интеллектуально изолированным одиночкой. Он поглощал самую разнообразную литературу и действовал как член научного сообщества и представитель британской культуры. Тем не менее на протяжении всей жизни он сохранил оригинальность и самобытность мышления. Окруженный крупнейшими учеными с традиционными взглядами, Ч. Дарвин оставался интеллектуально независимым.

Исследование поддержано Российским гуманитарным фондом (код проекта 01-03-00355а) и «The Wellcome Trust» (London).

ЛИТЕРАТУРА

Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики. М., 1988.

Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л., 1976.

(Галл Я. М.) Gall Ya. M. On the nature of Darwinian method // General questions of evolution: Proc. intern. colloq. Praha, 1983. P. 49—52.

Галл Я. М. Популяционная экология и эволюционная теория: историко-методологические проблемы // Экология и эволюционная теория. Л., 1984. С. 109—152.

Галл Я. М. Становление эволюционной теории Чарлза Р. Дарвина. СПб., 1993.

Галл Я. М. Г. Ф. Гаузе: эколог и эволюционист. СПб., 1997.

Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера: Автобиография // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1959. Т. 9. С. 166—242.

Канаев И. И. Жорж Кювье: 1769—1832. Л., 1976.

Колчинский Э. И. Некоторые итоги дискуссий о градуализме Ч. Дарвина // Эволюционная биология: история и география. СПб., 1999. С. 28—36.

Лайелль Ч. Основные начала геологии или новейшие изменения земли и ее обитателей. М., 1866. Т. 2.

Barlow N. Darwin and Galapagos islands // Nature. 1935. Vol. 136, N 3446. P. 391.

Beer G. de. The Wilkins lecture: The origin of Darwin's ideas on evolution and natural selection // Proc. Roy. Soc. London. B. 1962. Vol. 155, N 960. P. 321—338.

Browne J. Charles Darwin. Voyaging. Volume 1 of a Biography. London, 1995.

Cannon S. Science in culture: the early Victorian period. New York, 1978.

Coleman W. Lyell and the «Realty» of species: 1830—1833 // ISIS. 1962. Vol. 53, pt 3, N 173. P. 315—331.

Coleman W. Georges Cuvier zoologist: A study in the history of evolution theory. Cambridge; Mass., 1964.

Darwin Ch. More letters of Charles Darwin. London, 1903a. Vol. 1.

Darwin Ch. More letters of Charles Darwin. London, 1903b. Vol. 2.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt I / Ed. G. Beer de // Bull. British Mus. (Nat. Hist.). Historical Ser. Vol. 2, N 2. London, 1960a. P. 42—73.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt II / Ed. G. Beer de // Bull. British Mus. (Nat. Hist.). Historial Ser. Vol. 2, N 3. London, 1960b. P. 77—117.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt III / Ed. G. Beer de // Bull. British Mus. (Nat. Hist.). Historial Ser. Vol. 2, N 4. London. 1960c. P. 118—150.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt IV / Ed. G. Beer de // Bull. British Mus. (Nat. Hist.). Historial Ser. Vol. 2, N 5. London. 1960d. P. 153—183.

Darwin's ornitological notes // Bull. British Mus. Historial Ser. Vol. 2, N 7. London. 1963. P. 203—278.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt VI. Pages excised by Darwin / Ed. G. Beer de, M. J. Rowlands, B. M. Skramovsky; Ibid. Vol. 3, N 5. London, 1967. P. 129—176.

Darwin's the Red notebook / Ed. S. Herbert; Ibid. Vol. 7, N 1. London, 1980. P. 31—164.

Darwin F. Introduction to the sketch 1842 and the essay of 1844 // Darwin Ch., Wallace A. Evolution by natural selection. Cambridge, 1958. P. 23—40.

Desmond A., Moore J. Darwin. London, 1992.

Diamond J. Niche shifts and the rediscovery of interspecific competition // Amer. Sci. 1978. Vol. 66, N 3. P. 322—331.

Gale B. Darwin and the concept of a struggle for existence: a study in extrascientific origin of scientific ideas // ISIS. 1972. Vol. 6, N 218. P. 321—344.

Ghiselin M. The triumph of the Darwinian method. Berkeley; Los Angeles, 1969.

Ghiselin M. The intellectual path to natural selection // New Sci. 1982. Vol. 94, N 1301. P. 156—159.

Gould J. Observations of the raptorial birds in Mr. Darwin's collection, with characters of the new species // Proc. Zool. Soc. London. 1837a. Pt 5. P. 9—11, 28.

Gould J. Remarks on group of ground finches from Mr. Darwin's collection, with characters of the new species // Proc. Zool. Soc. London. 1837b. Pt. 5. P. 4—7.

Gould J. On a new Rhea (Rhea darwini) from Mr. Darwin's collection // Proc. Zool. Soc. London. 1837c. Pt 5. P. 35.

Gould S. Darwin and Paley: Meet the Invisible Hand // Nat. Hist. 1990. N 11. P. 8—16.

Gould S. Modified Grandeur // Nat. Hist. 1993. N 3. P. 14—20.

Gruber H. Darwin on man: A psychological study of scientific creativity. New York, 1974.

Herbert S. The place of man in the development of Darwin's theory of transmutation // J. Hist. Biol. 1977. Vol. 10, N 2. P. 155—227.

Herbert S. Introduction to Red notebook of Ch. Darwin // Darwin Ch. The Red notebook. London, 1980. P. 5—29.

Hodge M. Darwin and the laws of the animate part of the terrestrial system (1835—1837); on the Lyellian origins of the zoonomical explanary programme // Stud. Hist. Biol. 1983. Vol. 7. P. 1—106.

Huxley T. Obituary; 1888 // Huxley T. Darwiniana: Collected essays. London, 1893. Vol. 2. P. 274—275.

Kingsland S. Modeling Nature. Eposodes in the History of Population Ecology. Chicago and London, 1985.

Kohn D. Theories to work by: rejected theories, reproduction and Darwin's path to natural selection // Stud. Hist. Biol. 1980. Vol. 4. P. 67—100.

Lack D. Darwin's finches. Cambridge, 1947

Limoge C. La selection naturelle. Paris, 1970.

Lyell Ch. Address to the Geological Society // Proc. Geol. Soc. London. 1838. Vol. 2. P. 479—523.

Malthus T. The works / Ed. E. Wrigley, D. Souden. London. 1986. Vol. 1—8.

Manier E. The young Darwin and his cultural circle. Boston, 1978.

Mayr E. The growth of biological thought: evolution and inheritance. Cambridge; Mass., 1982.

Mayr E. One long argument. Charles Darwin and the genesis of modern evolutionary thought. Cambridge; Mass., 1991.

Olby R. Origins of mendelism. London. 1966.

Ospovat D. Lyell's theory of climate // J. Hist. Biol. 1977. Vol. 10, N 2. P. 317— 339.

Ospovat D. The development of Darwin's theory. Cambridge, 1981.

Paley W. Natural theology. London. 1802.

Porter R. Malthus and Darwin // Hist. Sci. 1987. Vol. 25, pt 2, N 68. P. 215—216.

Rudwick M. The foundation of the geological society of London: its scheme for co-operative research and its struggle for independence // Prit. J. Hist. Sci. 1963. Vol. 1, pt 4, N 4. P. 325—356.

Ruse M. Charles Darwin and artifical selection // J. Hist. Ideas. 1975. Vol. 36, N 2. P. 339—350.

Schweber S. The origin of the origin revisited // J. Hist. Biol. 1977. Vol. 10, N 2. P. 229—316.

Schweber S. Darwin and the political economist: divergence of character // J. Hist. Biol. 1980. Vol. 13, N 2. P. 195–290.

Sloan Ph. Darwin's invertebrate programm, 1826–1936: preconditons for transformist // The Darwinian heritage. Princeton, 1985. P. 71–120.

Sulloway F. The Beagle collections of Darwin's finches (Geospizinae) // Bull. Brit. Muss. Nat. Hist. 1982. Vol. 43, N 2. P. 49–94.

Sulloway F. Darwin and Galapagos // Biol. J. Linn. Soc. 1984. Vol. 21, N 1.

Thomson K. 1798: Darwin and Malthus // Amer. Sci. 1998. Vol. 86, N 3. P. 226–229.

Vorzimmer P. Darwin's ecology and its influence upon his theory // ISIS. 1965. Vol. 56. P. 148–156.

Vorzimmer P. Charles Darwin: the years of controversy. Philadelphia, 1970.

Vorzimmer P. The Darwin reading notebooks // J. Hist. Biol. 1978. Vol. 10, N 1. P. 107–155.

ЗАРОЖДЕНИЕ ТЕОРИИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА В ЗАПИСНЫХ КНИЖКАХ Ч. ДАРВИНА

А. В. Яблоков

К сожалению, мы еще слишком мало знаем о развитии любой, даже самой крупной идеи в современной биологии. Для такого знания нужна более полная историография, чем имеется сейчас в нашем распоряжении. Так, нужны параллельные анализы переписки Дарвина, анализ его выступлений и публикаций, анализ научной и общественно-политической литературы (в том числе обязательно газетной периодики) того периода. Нужен, таким образом, широкий спектр данных, характеризующих атмосферу жизни и творчества Дарвина. Одним только анализом публикаций, как это было до сих пор, обойтись нельзя, нужен, по-видимому, машинный анализ огромного материала. Всего этого еще нет, и нас ждут самые неожиданные находки при историческом поиске в области формирования идей Дарвина.

Проведение такого полного анализа — дело обозримого будущего. Пока же нельзя не использовать новую возможность анализа развития взглядов Дарвина, возникшую в связи с находкой, расшифровкой и публикацией Записных книжек Дарвина.

В 1837 г. Дарвин записал: «В июле начал первую записную книжку о „Трансмутации видов“, начиная приблизительно с прошедшего марта (т. е. с марта этого года) был сильно поражен характером южноамериканских ископаемых и видов Галапагосского архипелага. Эти факты (особенно последний) положили начало всем моим воззрениям» (Дарвин, 1957, с. 162).

Ценность Записных книжек для понимания развития взглядов Дарвина огромна. Они важны прежде всего тем, что позволяют уловить самые первые движения мысли в отношении целого ряда фундаментальных эволюционных концепций, и прежде всего в отношении формирования у Дарвина самого принципа эволюции, концепции вида и видообразования и, наконец, самого естественного отбора. Показательно, что Дарвин неоднократно на протяжении десятков лет возвращался к ним: об этом свидетельствуют пометки, сделанные им на страницах книжек. Так, в начале 2-й книжки, заполненной в феврале—июле 1838 г., сделана запись: «Все хорошие ссылки выбраны 13 дек. 1856. Также проработано 23 апреля 1873» (Darwin, 1960b, p. 82). Таким образом, даже спустя 45 лет, уже после

написания и публикации нескольких изданий «Происхождения видов» Дарвин обращается к своим Записным книжкам.

Для понимания важности Записных книжек для творчества Дарвина напомним, что при написании «Происхождения видов», как и ряда других своих монографий, он порой просто вырезал из Записных книжек нужные страницы и полностью или частично включал этот текст в свои произведения. Всего в книжках было 824 страницы. Поиски в архиве Дарвина позволили найти сначала 28 вырезанных страниц, потом еще 202; 70 страниц до сих пор найти не удалось, не исключено, что они не пропали, а полностью вошли в какие-либо его опубликованные работы.

Записные книжки Дарвина по трансмутации (изменению) видов охватывают период двух лет — 1837—1839 гг.: 1-я книжка — июль 1837— февраль 1838 г.; 2-я книжка — февраль—июль 1838 г.; 3-я книжка — 10 июля—2 октября 1838 г.; 4-я книжка — октябрь 1838 г.—10 июля 1839 г. Именно в эти два года начинают формироваться главнейшие идеи теории эволюции. Напомним, что потом был «Скетч 1842 года», «Очерк 1844 года» и, наконец, грандиозная (более 2000 страниц) рукопись 1858 г. Извлечением из последней и стало «Происхождение видов», опубликованное в 1859 г.

Не ставя перед собой задачу подробного анализа развития взглядов Дарвина на теорию естественного отбора (такой анализ и невозможен даже в рамках большой статьи и требует монографического исследования), рассмотрим начальные этапы формирования эволюционных взглядов Дарвина, как они прослеживаются по Записным книжкам. Однако следует указать на то, что в 1980 г. была опубликована еще одна Записная книжка Дарвина под названием «Красная записная книжка» (подробнее см.: Галл, 1987). Ее публикация свидетельствует о том, что весной 1837 г. Дарвин занимал сальтационистскую позицию в вопросе о происхождении видов. Эту концепцию, возможно, следует оценивать как переходную между креацианистскими и подлинно эволюционными взглядами Дарвина.

ОБ ЭВОЛЮЦИОНИЗМЕ

Несомненно, к концу 1837 г. Дарвин был сознательным эволюционистом. Об этом однозначно свидетельствуют страницы 101- и 104-я 1-й Записной книжки:

«101.[1] Астрономы могли некогда говорить, что Бог повелевал каждой планете двигаться по предначертанному пути. Таким же образом Бог повелевает, чтобы каждое животное было создано по определенному образцу в определенной стране. Но насколько проще и величественнее сила: пусть тяготение действует по определенному закону с какими-то неизбежными последствиями, пусть животные будут созданы и по твердым законам размножения их потомки будут такими-то».

---

[1] Цифры, стоящие в начале цитаты, соответствуют нумерациям страниц в оригинальных рукописях Дарвина. При публикации они вынесены на поля, что безусловно облегчает пользование и цитирование Записных книжек.

«104. Безусловно, известно, что одни виды вымирают и другие замещают их. . . Новые акты творения — это простое предположение, которое ничего не объясняет. . .».

«216. Неужели Творец продолжал с кембрийской формации создавать животных все того же общего строения. Жалкая, ограниченная точка зрения».

Во 2-й книжке, весной 1838 г., Дарвин идет дальше, интуитивно подходя к вскрытию механизма эволюции:

«76. Согласиться, что виды и роды переходят один в другой. . . и все строение [креационизма. — *А. Я.*] разрушится и упадет. Взгляни вокруг, изучай градации, изучай единство типа, изучай географическое распространение,

77. изучай отношение ископаемых к современным. Здание [креационизма. — *А. Я.*] падает! . . .».

Наконец, в 3-й книжке мы находим точную самооценку идеи эволюции:

«69. . . Видя, что писали Фон-Бух, Гумбольдт, Ж. Сент-Илер и Ламарк, я не претендую на оригинальность идеи [эволюции. — *А. Я.*], хотя я и пришел к этим заключениям самостоятельно, линия доказательства и сведе́ние фактов к закону — моя единственная заслуга, если таковая вообще имеется. . .».

Однако несомненно, что «таковая» имелась. Прозорливо Дарвин уже во 2-й книжке подчеркивает возможность естественного возникновения жизни:

«102. Тесные отношения Жизни с законами химической комбинации и универсальность последних делают спонтанное возникновение [жизни. — *А. Я.*] не невозможным».

И, конечно же, подтверждением вполне сформировавшихся в 1838 г. взглядов Дарвина на эволюцию служат его записи относительно происхождения человека на странице 232 1-й книжки и страницах 166 и 196 — 2-й.

«232. . . . Если мы позволим себе увлечься догадками, то животные, наши собратья по боли, болезни, смерти, страданию и голоду. . ., могут вместе с нами происходить от одного общего предка, все мы можем быть связаны вместе. . .».

«166. . . Почему думать, что мысль есть результат работы мозга более удивительно, чем что тяготение есть свойство материи?».

«196. . . Человек в своем невежестве считает себя великим творением, достойным полубожественного положения, более скромно и, мне кажется, правильнее считать его созданным из животных. . .».

Итак, несомненно, что к 1838 г. Дарвин стал убежденным эволюционистом и с глубоким скепсисом относился к креационистским воззрениям. Однако также несомненно и то, что до середины 1838 г. механизм эволюции остается ему еще неясным, более того, все его внимание направлено на другие проблемы, и прежде всего на установление хода протекания эволюционного процесса — проблему взаимоотношения видов в процессе эволюции.

ПРОБЛЕМА ДРЕВА ЖИЗНИ

Уже в самом начале 1-й Записной книжки Дарвин однозначно формулирует представление о дивергенции и древе жизни:

«21. . . Организмы представляют собой древо, *неравномерно разветвленное* (курсив *Ч. Дарвина*); некоторые ветви много ветвистее — отсюда роды».

«25. Древо жизни следовало бы назвать кораллом жизни, основания ветвей мертвые, поэтому переходы невозможно обнаружить.

Этим предполагается,

«26. что ни одна из ветвей не делает его чрезмерно сложным. . . Могли ли таким путем рыбы [быть] прослежены прямо вниз до простой организации. — Птицы — нет».

«27. В соответствии с кратковременностью жизни видов мы можем представить себе, что по мере совершенствования [видов. — *А. Я.*] основания ветвей отмирают, так что в древе млекопитающих они будут выглядеть всего лишь как кружки. . . но в низших классах возможно более линейное расположение».

На протяжении всех Записных книжек Дарвин неоднократно возвращается к этому представлению о кольцевых структурах в древе жизни. Мне не вполне ясно, что он имел в виду, говоря о том, что виды будут выглядеть «как кружки» на древе жизни. Зато вполне ясно, что разрывы между видами и родами, меньшие в одних случаях, большие — в других, Дарвин прямо объяснял вымиранием промежуточных форм:

«36. . . между А и В огромный интервал в родстве, между С и В самый постепенный переход, между В и D — несколько большее различие. Следовательно, роды должны были формироваться при сохранении связи

«37. с древними формами, при некотором [числе. — *А. Я.*] вымерших форм. . .».

Во 2-й Записной книжке концепция древа жизни еще более определенна

«167. . . Вымирание некоторых форм и замена их другими. . . абсолютно необходимы для объяснения родов и классов, если все вымершие формы были бы предками настоящих, тогда была бы

«168. совершенная серия или градация».

И наконец, та же мысль о древе жизни определенно звучит и в 3-й книжке:

«52. . . Согласно моей теории, каждый вид в любом подроде будет происходить от одного ствола, и этот ствол с другим подродом

«53. будет исходить от общего ствола».

ПРОБЛЕМА ВИДА И ВИДООБРАЗОВАНИЯ

Из отрывочных замечаний Дарвина в Записных книжках видно, что почти два года его занимала гипотеза видообразования, согласно которой основой видообразования является скрещивание разнополых особей, в результате которого, если особи близки, то развивается стерильность,

а если они достаточно далеки — возникают новые особенности. Если же они очень далеки, опять-таки они оказываются стерильными при скрещивании. Наличие агамии, гермафродитизма и других необычных форм размножения заставляло Дарвина неоднократно сокрушаться по поводу несоответствия разрабатываемой им концепции этим фактам.

Уже в середине 1-й Записной книжки содержится вполне работающее определение вида:

«213. Определение вида: то, что сохраняет постоянство признаков [при существовании. — *А. Я.*] совместно с другими существами, очень близкими по строению. — Поэтому виды могут быть хорошими и различаться незначительно по какому-либо внешнему признаку. . .».

«216. . . Что касается того, как образуются виды, доктрина Ламаркова „желания" абсурдна, а равным образом и доводы против нее, а именно: какой была выдра до того времени, как стала выдрой. Разумеется, существовала тысяча промежуточных

«217. форм. — Противник скажет: покажите мне их. Я отвечу: да, если вы покажете мне каждую ступень между бульдогом и борзой. . .».

В четкой форме проблема выделения видов формулируется Дарвином лишь во 2-й Записной книжке:

«53. . . природа, принимающая принцип непрерывных изменений в ее порождениях, изобрела способ изолировать возникающие виды посредством стерильности гибридов. . .».

И через некоторое время:

«152. Вид является единственной закрепленной сущностью по отношению к другим живым существам. Один вид может пройти через тысячи изменений, сохраняя отличие от другого, и если первый и последний индивидуумы будут помещены вместе, они, по аналогии со всеми, не должны скрещиваться. — . . .Поскольку *вид* (курсив *Ч. Дарвина*) является реальностью по отношению к современникам, фертильность должна решать это. . .».

ВОЗНИКНОВЕНИЕ ИДЕИ ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Краткие записи в книжках дают уникальную возможность воссоздать ход мысли Дарвина при формировании концепции естественного отбора. Как подчеркивалось ранее, Дарвину пришлось решать одновременно и параллельно несколько крупных эволюционных задач: утверждение (в основном для себя, поскольку это не было новостью) самой концепции трансформизма (эволюции), раскрытие сущности вида и видообразования. Но дарвинизм потому и стал эволюционной теорией, что Дарвину удалось обнаружить механизм эволюционного процесса, главной пружиной которого является естественный отбор.

На 160-й странице 1-й Записной книжки, заполненной осенью 1837 г., читаем:

«160. Созидающую силу можно проверить, когда острова близко к континенту: сравнить Сицилию и Галапагосы!!! — . . .».

Как видно, еще нет идеи отбора, речь идет о неопределенной «созидающей силе». Но уже в январе 1838 г. Дарвин пишет:

«227. . . Приняв трансмутацию и географическую группировку, мы приходим к попытке раскрыть *причины* (курсив *Дарвина*) изменений. . .» и далее:

«228. . . Моя теория . . . привела бы к тщательному изучению . . . причин изменения с целью выяснить, откуда мы происходим и к чему направляемся. Это и непосредственное наблюдение прямых переходов в строении видов могли бы привести к [раскрытию. — *А. Я.*] законов изменения, которые явились тогда главным предметом изучения. . .».

В этих фразах звучит вполне осознанный поиск причин изменения видов. И в качестве таких причин предполагаются изменчивость и изоляция, или, говоря словами Дарвина, трансмутация и географическая группировка.

Проходит несколько дней и в книжке появляется знаменитая запись:

«235. . . Против теории изменений могут возразить, что если это так, то по мере продвижения к пустынной стране или по мере восхождения на горы, вы должны встретить постепенно изменяющиеся виды, а между тем, как хорошо известно, это не так. . .».

«236. Как объяснить это при помощи *закона малых различий*, *производящих более плодовитое потомство*. . .» (курсив мой. — *А. Я.*).

Приведенные слова свидетельствуют, что в голове Дарвина уже не просто догадка, а сложившийся «закон», суть которого состоит в том, что возникающие малые различия (наследственная изменчивость) у особей могут вести к появлению более многочисленного потомства, чем у особей, таких отличий не имеющих. Это — почти сформулированное представление об отборе.

Во 2-й книжке мы встречаем три указания на продолжающуюся работу мысли в направлении углубления понимания процесса отбора.

«17. Изменения у видов должны быть очень медленными благодаря медленным изменениям среды, и потомки не подбираются (picked), как делает человек, создавая породы».

«66. . . Если щенка, родившегося с ненормально толстым покровом, перенести в холодную страну, тогда приобретается свойство адаптации».

«106. . . Два больших класса изменений: один — когда потомков выбирают (picked), другой — когда нет».

Видно, что в этой серии цитат отчетливо звучит понятие «выбора», причем это понятие однозначно связывается с образованием новых форм человеком и возникновением адаптаций в природе.

Но только в 3-й Записной книжке концепция отбора формулируется достаточно полно. Об этом свидетельствует и сам Дарвин, составивший на внутренней стороне переплета этой книжки запись, сделанную 14 декабря 1856 г., при очередном просмотре книжки: «К моменту завершения [этой книжки. — *А. Я.*] я впервые подумал об отборе как следствии борьбы [за существование. — *А. Я.*]».

В «Автобиографии. . .» Дарвин так описывает эти события: «Я работал подлинно бэконовским методом и без какой-бы то ни было теории собирал

в весьма обширном масштабе факты, особенно относящиеся к одомашненным организмам, путем просмотра печатных материалов, в беседах с искусными животноводами и растениеводами-садоводами и очень много читая. Когда я просматриваю список всякого рода книг, включая сюда целые серии журналов и трудов, которые я прочитал и из которых я сделал извлечения, я сам поражаюсь своему трудолюбию. Вскоре я понял, что краеугольным камнем успеха человека в создании полезных рас животных и растений был отбор. Однако в течение некоторого времени для меня оставалось тайной, каким образом отбор мог быть применен к организмам, живущим в естественных условиях.

В октябре 1838 г., т. е. спустя 15 месяцев после того как я приступил к своему систематическому исследованию, я случайно, ради развлечения, прочитал книгу Мальтуса «О народонаселении», и так как благодаря продолжительным наблюдениям над образом жизни животных и растений я был хорошо подготовлен к тому, чтобы оценить повсеместно происходящую борьбу за существование, меня сразу поразила мысль, что при таких условиях благоприятные изменения должны иметь тенденцию сохраняться, а неблагоприятные — уничтожаться. Результатом этого и должно быть образование новых видов. Теперь, наконец, я обладал теорией, при помощи которой можно было работать. . .» (Дарвин, 1957, с. 128—129).

Запись в «Автобиографии» расходится с тем, что мы находим в 3-й Записной книжке:

«49. . . 27 августа. Должен существовать какой-то закон, что какую бы организацию не имело животное, оно стремится *умножаться в числе и улучшаться* (курсив *Ч. Дарвина*) при этом».

«134. . . 28-го [сентября. — *А. Я.*]. Мы не должны удивляться изменению в числе видов от небольших природных изменений. Даже энергичный язык Декандоля не содержит намеков на войну видов, что следует из Мальтуса. — . . . Я не сомневаюсь, что каждый, кто подумает глубоко, придет к выводу, что увеличение животных точно пропорционально числу, которое может выжить».

«135. Популяция увеличивается в геометрической прогрессии *за гораздо более короткое время* (выделено *Ч. Дарвином*), чем 25 лет, — до единственной фразы Мальтуса ни один человек ясно не осознавал этого великого ограничения. . . взять Европу, в среднем каждый вид должен иметь то же самое число убиваемых год от года ястребами, холодом и т. д. — даже уменьшение в числе одного вида ястреба должно немедленно повлиять на все остальные [виды. — *А. Я.*]. В конце концов это выживание (wedging) должно вести к отсортированию (to sort out) надлежащей структуры и адаптации ее к изменениям, сделать для строения [видов. — *А. Я.*] то, что, как показал Мальтус, есть конечный результат (однако, посредством волевого акта) этой густонаселенности на энергию человека. Можно сказать, имеется сила. . ., которая старается втиснуть каждый род адаптивных структур в бреши экономии природы, или скорее формирующая эти бреши посредством выталкивания (thrusting out) более слабых».

Приведенная запись Дарвина знаменует важный шаг в направлении формирования концепции естественного отбора. Еще нет слова «отбор»,

автор использует слово «отсортирование», а для того, что потом он назовет «борьбой за существование», слова «выталкивание», «выжимание». Но именно этот день — 28 или 29 сентября — знаменует важный рубеж в работе мысли Дарвина.

Не могу не заметить, что трактовка идей Мальтуса Дарвином очень далека от примитивной трактовки идей Мальтуса в нашей печати. Мне кажется, что публикация Записных книжек Дарвина заставляет вернуться к точному и строгому анализу работы Мальтуса.

Остается обратить внимание на расхождение дат, связанных с прочтением труда Мальтуса: в «Автобиографии. . .» речь идет об октябре 1838 г., а, судя по записи на 134-й странице Записной книжки, упоминание о Мальтусе относится к концу сентября.

Проследим дальше развитие представлений Дарвина об отборе как движущем факторе эволюции. В той же 3-й Записной книжке находим:

«175. . . Совершенно необходимо, чтобы некоторое, однако, не очень большое отличие . . . было добавлено к каждому индивиду, до того как он сможет производить потомство. . . (Все это хорошо согласуется с моим взглядом на те формы, которые имеют небольшое преимущество, одерживают верх и образуют виды)».

Говоря об «отличии», которое должно быть «добавлено», Дарвин имеет в виду, конечно, наследственную изменчивость. Фраза же в скобках содержит по существу в сжатом виде всю концепцию видообразования на основе естественного отбора. Эти же взгляды находят свое развитие в последней, 4-й Записной книжке:

«54. . . Законы изменчивости рас могут быть важными для понимания законов изменения видов».

«57. . . Каждая структура способна к бесчисленным вариациям, до тех пор пока каждая не будет *совершенно адаптирована* к обстоятельствам данного времени (курсив *Ч. Дарвина*), и из переживания, вытекающего из их медленного образования, эти вариации имеют тенденцию кумулироваться в любой структуре. . .».

Из последней цитаты видно, что Дарвин вплотную подошел к формулировке творческой роли естественного отбора.

«71. . . Прекрасная часть моей теории в том, что одомашненные расы живого сделаны точно таким же образом, как виды, но последние сделаны более совершенно и бесконечно медленнее».

«111. . . моим принципом является гибель всех менее стойких форм».

И наконец:

«114. 12-е марта. Трудно поверить в ужасную, но такую войну органических существ, происходящую в мирных лесах и приветливых полях. . . мы видим, как наполнена природа, как тонко каждый удерживает свое место».

Последняя приведенная запись во многом напоминает заключительные абзацы «Происхождения видов», а ее последняя часть прямо перекликается с современной концепцией экологической ниши.

Завершая на этом краткий анализ первоистоков взглядов Дарвина на эволюцию и естественный отбор по его Записным книжкам 1837—

1839 гг., нельзя не сделать вывода о том, что многие положения будущей теории оказываются сформулированными уже в это время, т. е. за 20 лет до первых публикаций Дарвина на эту тему.

ЛИТЕРАТУРА

Галл Я. М. Вьюрки Дарвина — «яблоко Ньютона»? // Природа. 1987. № 12. С. 46—56.

Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера: Автобиография. М., 1957.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt I / Ed. G. de Beer // Bull. British Mus. (Nat. Hist.). Historical Ser. Vol. 2, N 2. London, 1960a. P. 42—73.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt II / Ed. G. de Beer // Bull. British. Mus. (Nat. Hist.). Historical Ser. Vol. 2, N 3. London, 1960b. P. 77—117.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt III / Ed. G. de Beer // Bull. British Mus. (Nat. Hist.). Historical Ser. Vol. 2, N 4. London, 1960c. P. 118—150.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Pt IV / Ed. G. de Beer. London, 1960d. Vol. 2, N 5. P. 153—183.

Darwin's notebooks on transmutation of species. Addenda and corrigenda / Ed. G. de Beer, M. J. Rowlands; Ibid. Vol. 2, N 6. London, 1961. P. 184—200.

Darwin's notebooks on tranmutation of species. Pt VI. Pages excised by Darwin/ Ed. G. de Beer, M. J. Rowlands, B. M. Skramovsky; Ibid. Vol. 3, N 5. London, 1967. P. 129—176.

К ИСТОРИИ СОЗДАНИЯ «ПРОИСХОЖДЕНИЯ ВИДОВ»

Я. М. Галл

В Записных книжках Ч. Дарвина эволюционные идеи изложены в виде отрывочных и порой не связанных между собой размышлений и заметок. «В июне 1842 года я впервые решился доставить себе удовольствие и набросал карандашом на 35-ти страницах очень краткое резюме моей теории; в течение лета 1844 года я расширил это резюме до очерка на 230-ти страницах, который я тщательно переписал» (1959, Соч., т. 9, с. 228). Структуры «Скетча 1842 года» и «Очерка 1844 года» очень сходны и состоят из двух частей. Первая посвящена теории естественного отбора, а вторая — доктрине общности происхождения.

Дарвин никогда не предпринимал попыток опубликовать «Очерк 1844 года». Однако 5 июля 1844 г. он написал длинное письмо жене Эмме Дарвин, в котором обсудил судьбу очерка в случае внезапной смерти. Он писал: «Моя теория верна, и если бы она была принята хотя бы одним из компетентных судей, то это означало бы значительный шаг в науке» (Darwin, 1987, p. 43—44). В этом письме он тщательно анализировал научные возможности редакторов издания, отмечая достоинства и недостатки каждого (Ч. Лайелль, Дж. Хенслоу, Дж. Хукер, Э. Форбз и др.). Дарвин настаивал на том, что редактор должен быть как геологом, так и натуралистом (биологом). В итоге лучшим редактором был назван Лайелль. По-видимому, ощущая некоторую незавершенность труда, Дарвин просил жену передать будущему редактору 8—10 папок с записями и выписками по проблеме происхождения видов, что, по его мнению, поможет ему в работе. Дарвин успешно справился с болезнью и «Очерк 1844 года» так и не был опубликован при его жизни.

В 1909 г. Фрэнсис Дарвин (сын Дарвина) впервые издал рукописи 1842 и 1844 гг., снабдив публикации обширным комментарием. В 1958 г. эти труды были переизданы, включая и статью А. Уоллеса 1858 г. (Darwin, Wallace, 1958). К новому изданию была лишь добавлена вступительная статья Г. де Бира. В комментарии Ф. Дарвина и во вступительной статье де Бира четко проводится мысль, что между идеями, высказанными Дарвином в 40-е годы, и концептуальной структурой «Происхождения видов» существует самая тесная преемственность. Авторы также отметили идейное сходство между рукописями Дарвина 40-х гг. и статьей Уоллеса 1858 г., что позволило сделать вывод о приоритете Дарвина. Из комментария Ф. Дарвина следует, что «Происхождение видов» представляет собой

просто расширенную версию «Очерка 1844 года». Такой же характер комментария принят и в издании трудов Дарвина по эволюции на русском языке, вошедших в 3-й том академического собрания сочинений 1939 г.

На разных этапах изучения наследия великих ученых возникают новые задачи. В начальный период изучения творчества Дарвина важно было выявить связь и преемственность идей на протяжении многолетней работы по созданию теории эволюции. Эта задача успешно выполнена несколькими поколениями биологов и историков науки. Теперь возникла иная задача: установить не только сходство, но и различия в идеях, которые развивались Дарвином, на разных этапах научного творчества. «Очерк 1844 года» — важный этап на пути к созданию «Происхождения видов». Но предстоит выяснить, была ли эволюционная концепция Дарвина 40-х годов тождественна той теории, которая известна читателю по «Происхождению видов».

В данной статье цитаты из опубликованных рукописей Дарвина 40-х гг. и из шестого издания «Происхождения видов» даются по их публикации в упомянутом собрании сочинений. Все тексты сверены с соответствующими английскими изданиями и терминология идентифицирована с настоящим изданием «Происхождения видов».

ЭВОЛЮЦИОННАЯ КОНЦЕПЦИЯ Ч. ДАРВИНА 40-х гг.: «ТРЕХЛИМИТНАЯ» МОДЕЛЬ ЭВОЛЮЦИИ С ЭЛЕМЕНТАМИ ПУНКТУАЛИЗМА И САЛЬТАЦИОНИЗМА

В этот период деятельности концепция Дарвина включала ряд кардинальных положений, которые позднее были существенно модифицированы или от которых он вообще отказался: 1) о существовании в природе малого запаса наследственных вариаций; 2) число мест в экономии природы строго ограничено, и, следовательно, видовое многообразие на земле в каждый данный период времени имеет четкие пределы; 3) размеры совершенствования адаптаций строго лимитированы рамками совершенной адаптации.

В целом же эволюционный процесс мыслился как пунктуалистский, т. е. периоды эволюции видов сменялись периодами их длительной стабильности. Периодические геологические изменения (поднятие и опускание материков) выступают в качестве главных «инициаторов» эволюционного процесса, т. е. абиотическим факторам Дарвин отводил бóльшую роль в эволюции по сравнению с биотическими отношениями. Он не был ортодоксальным градуалистом еще и потому, что признавал возможность сальтационного видообразования. Такая сложная и необычная структура концепции Дарвина 40-х гг. заслуживает особого анализа, который может способствовать лучшему пониманию истоков современных дискуссий в эволюционной биологии вокруг концепции прерывистого равновесия.

Основные положения концепции Дарвина трудно рассматривать в отдельности, так как они тесно взаимосвязаны и часто даже трудно отчленить постулат от вытекающего из него следствия. И все же целесообразно структурировать изложение материала.

Вариации и эволюция. Дарвин исходил из традиционного допущения, что «большинство органических существ в естественном состоянии варьирует чрезвычайно мало» (1939б, Соч., т. 3, с. 131). В то время не было существенных оснований усомниться в этом положении, так как индивидуальная изменчивость не была еще предметом специального изучения. Важно и то, что в рамках креационистского взгляда на природу натуралисты полагали, что вариации затрагивают лишь внешние и в функциональном отношении второстепенные части организма. Организмы одного вида часто отличаются друг от друга в слабой степени. Такие индивидуальные различия (individual differences) возникают как адаптивный ответ вида на небольшие средовые изменения. Индивидуальные различия ненаследственны и буквально уничтожаются скрещиванием. Опубликованные рукописи Дарвина 40-х гг. и большой архивный материал однозначно свидетельствуют о том, что он одобрил такой взгляд на индивидуальные различия (см.: Ospovat, 1981). Дарвин даже нашел свой аргумент, доказывающий полезность поглощения индивидуальных различий скрещиванием. Они, будучи ненаследственными по своей природе, служат помехой для возникновения наследственных вариаций, которые необходимы для эволюции.

При каких же условиях возникают наследственные вариации? В «Скетче 1842 года» эволюционный процесс трактовался Дарвином как ответная реакция на геолого-климатические изменения (1939а, Соч., т. 3, с. 91). В «Очерке 1844 года» сохранен такой же общий взгляд на природу эволюционного процесса, правда, с дополнениями и многими новыми доказательствами. Наследственные вариации возникают лишь при геологических изменениях или при расселении видов в новые регионы. Так появляются благоприятные обстоятельства для эволюции, в силу того что носители разных вариаций будут отличаться в степени приспособленности к меняющимся условиям среды.

Экономия природы, совершенная адаптация и естественный отбор. Как это ни парадоксально, концепция Дарвина развивалась в рамках традиционных представлений об экономии природы и естественной теологии, которые в трудах натуралистов и теологов противостояли эволюционизму.

Концепции «экономии природы» и «политики природы» наиболее четко сформулированы К. Линнеем (см.: Stauffer, 1960). В диссертации 1749 г., названной «Экономия природы», Линней писал, что каждый вид в совершенстве адаптирован к среде обитания, для того чтобы в природе царил общий порядок, установленный Творцом. При этом число мест в экономии природы строго лимитировано климатическими факторами.

Идеи Линнея оказали влияние на развитие естественной теологии и естественной истории в Великобритании (У. Пейли, Ч. Лайелль), и Дарвин неоднократно отмечал влияние этих идей на формирование его взглядов. Так, например, Пейли писал: «Я снова сравниваю природу с мануфактурой: одна часть соответствует другой и каждая часть — конечному результату» (Paley, 1802, p. 228). Наличие сложных пищевых

цепей в природе, по мнению Пейли, свидетельствует об одноактном творении растений и животных.

Лайелль не просто одобрил классическую концепцию экономии природы, но видел в ней решающий источник аргументов, направленных против эволюционизма. Новые виды не могут возникать естественным путем, потому что для них не нашлось бы места в природе. Хотя Лайелль обратил внимание на борьбу между видами, но она лишь распределяет их по ареалам и элиминирует несовершенно адаптированные виды, которым не нашлось места в экономии природы. Он также определял место видов в экономии природы как явление, прежде всего детерминированное абиотическими факторами. «Слово „стация" означает особое свойство той местности, в которой каждый вид привык расти и относится к климату, почве, влажности, свету, высоте над уровнем моря и другим подобным условиям» (Лайель 1866, с. 316). Лайелль допускал изменения в экологическом балансе, в результате которых виды могут постепенно вымирать. Вымирание создает благоприятные условия для творения новых видов. Локальное творение и вымирание видов формируют баланс и гармонию природы.

Идеи Лайелля в 30-е годы оказали большое влияние на Дарвина. Они частично были восприняты им и в последующее десятилетие. Об этом однозначно свидетельствуют рукописные заметки и публикации Дарвина. Перечитывая пятое издание «Принципов геологии» Лайелля, Дарвин на полях книги ответил на риторический вопрос автора: если эволюция создает высшие формы из более простых, то почему в природе существует так много более простых организмов? «Это происходит потому, что имеются местности, которые более пригодны для простейших организмов. По этой причине они остаются простыми» (цит. по: Stauffer, 1960, p. 237). В пометках Дарвин нигде не отметил свое особое понимание стации или местности. Аналогичную позицию он занимал и в 1841 г., когда анализировал географическое распространение трех видов дроздов-пересмешников, обитающих на Галапагосских островах. «Местообитания этих трех видов являются сходными, и они, очевидно, замещают друг друга в экономии природы» (Darwin, 1841, p. 64).

Таким образом Дарвин молчаливо принял основные положения концепции экономии природы Линнея—Лайелля. Он также продолжал верить в идею абсолютно совершенной адаптации, которая логически следовала или была тесно связана с рассмотренными генетическими и экологическими воззрениями.

Каким же образом эволюционизм Дарвина уживался со старыми антиэволюционными идеями? При постоянстве внешних условий наследственные вариации не только не возникают, но в них нет никакой потребности, так как организмы в совершенстве приспособлены к среде. Слишком большая изменчивость может лишь «испортить» совершенное. Совершенное нельзя совершенствовать. При этих условиях нет вакантных мест в экономии природы, так как все места заняты совершенно адаптированными видами, между которыми поддерживается строгое равновесие. Если же среда обитания организмов будет постоянно изменяться, то нарушится

адаптированность организмов и потребуются эволюционные изменения, чтобы ее восстановить. Суть воззрений Дарвина хорошо выражена следующими словами, из которых также явствует, что создание новых стаций детерминировано геолого-географическими изменениями: «Допустим, что внешние условия страны изменяются (образуя новые стации). . . В таком случае первоначальные обитатели будут уже не столь совершенно адаптированными (разрядка моя. — *Я. Г.*) к изменившимся условиям как прежде» (1939б, Соч., т. 3, с. 137). Геологические изменения, как уже отмечалось, вызывают вспышку наследственных вариаций. Естественный отбор будет работать до тех пор, пока формы не станут настолько совершенно адаптированными к новым условиям, насколько это позволяет их наследственная основа. В нестабильной фазе происходит массовое видообразование. Поэтому между видами возникнет суровая борьба, так как число мест в экономии природы ограничено. В борьбе выживут виды, в совершенстве адаптированные к новой среде. Межвидовая борьба как бы прямо не участвует в создании видов, она лишь устраняет виды, которые не обладают совершенными адаптациями, и тем самым поддерживает баланс и гармонию природы.

Таким образом, Дарвин создал своеобразную «пунктуалистскую» модель эволюции. Его трактовка межвидовой борьбы напоминает современную идею видового отбора, сформулированную в рамках концепции прерывистого равновесия (см.: Stanley, 1979).

Географическая изоляция и видообразование. Исходное положение концепции Дарвина об органической эволюции как ответной реакции на геолого-географические изменения, естественно, необходимо было конкретизировать и воплотить в реальную гипотезу видообразования. Требовалось выявить самые глубокие или, по словам Дарвина, геолого-географические изменения первого порядка, которые выступали «инициаторами» видообразования. Геологический опыт Дарвина помог выдвинуть вполне законченную гипотезу.

Геология дает право на заключение, что наличие периодов опускания и поднятия материков выступает первичными причинами постепенного видообразования и вымирания видов (Дарвин, 1939б, Соч., т. 3, с. 195—196). Дарвин не был уверен в том, в какой фазе геологических изменений процессы видообразования происходят наиболее интенсивно. Во время опускания суши сокращается число стаций на континенте, и это ведет к вымиранию многих наземных видов. «Что касается прибрежных обитателей, то во время превращения материка в большой (разрядка *Дарвина*) архипелаг число стаций, годных для морских существ, увеличивается. . . Во время поднятия небольшого архипелага и его превращения в материк число стаций увеличивается, и пока эти стации еще не вполне заняты в совершенстве адаптированными видами (разрядка моя. — *Я. Г.*), до тех пор мы имеем наиболее благоприятные условия для отбора новых видовых форм как водных, так и наземных организмов» (там же, с. 195).

Далее Дарвин усомнился в принятом заключении и отметил, что современное состояние знаний не позволяет решить вопрос: «имеется ли больше

переходных форм, или „истинных" видов (как натуралисты их называют), на поднимающейся и увеличивающейся области суши, чем на опускающейся» (там же, с. 196). Анализируя вид в пространстве и сравнивая флоры и фауны континентов, Дарвин пришел к заключению, что в фазе «архипелага» складываются наиболее благоприятные условия для процессов видообразования. «Я не знаю также, имеется ли больше „истинных" видов на изолированных вулканических островах, находящихся в процессе образования видов, чем на материке; но я замечу, что на Галапагосском архипелаге есть значительное количество форм, которые, согласно одним натуралистам, являются истинными видами, а согласно другим — только расами; в особенности это относится к разным видам или расам одного и того же рода, обитающим на разных островах этого архипелага» (там же, с. 196). В других источниках Дарвин продолжил эту мысль, указав на важность географической изоляции. Так, в 1844 г. в письме к Хукеру он писал: «По отношению к естественному творению или созданию новых форм я говорил, что изоляция, по-видимому, есть главный элемент. Следовательно, по отношению к наземным обитателям необходимо иметь в виду путь страны, каким в последние геологические периоды суша подразделялась и превращалась в острова. В этот период и создавалось более всего форм» (Darwin, 1987, p. 61).

В 40-е годы Дарвин пришел к идее о важности географической изоляции в видообразовании в связи с выявлением путей воздействия геолого-географических изменений на эволюцию. Логика Дарвина четко видна в другом отрывке из цитированного письма к Хукеру: «Заключение, к которому я пришел, состоит в том, что ареалы многочисленных видов часто разрываются и изолированы от других ареалов. . . Я не могу остановиться подробнее на этом вопросе, но самое общее заключение, к которому я пришел, состоит в том, что географическое распространение видов всех органических существ, мне кажется, указывает на то, что и з о л я ц и я (разрядка моя. — *Я. Г.*) является главным спутником или причиной появления новых форм. (Я хорошо понимаю, что здесь имеются исключения)» (ibid., p. 28—29).

Из письма Дарвина к Хукеру также хорошо видно, что биогеографический подход к изучению процессов видообразования обосновывался геологией. Трудности, которые возникают при желании изучить процесс видообразования, протекающий в течение геологического времени, во многом можно преодолеть на основе сравнительно-биогеографических исследований современных видов в пространстве. Биогеографические исследования способны давать надежную информацию не только об исторических путях расселения видов, но и об их образовании. Этого заключения Дарвин достиг уже в 40-е годы. «Дарвин и Уоллес выдвинули принципиально иной подход к изучению проблемы происхождения видов по сравнению с их „предшественниками". Вместо сравнения таксонов во временном измерении они сравнивали современные таксоны в географическом измерении, т. е. они сравнивали популяции и виды, которые географически замещают друг друга» (Mayr, 1982, p. 411).

Очень трудно изучать процессы видообразования на континентах.

Современное распространение видов сильно отличается от «рисунка», который был в период образования видов. Синтез геологических и биологических знаний привел Дарвина к выводу, что острова и архипелаги являются наиболее удобными объектами для изучения процессов видообразования. Галапагосские острова представляют особый интерес по ряду соображений. Геологический возраст островов невелик по сравнению с материком Южной Америки, и населяющие его виды также являются сравнительно молодыми. Хорошо известно, что флора и фауна островов — южноамериканского происхождения. Наконец, факт эндемичности фауны островов говорит о недавнем и массовом видообразовании. Географическая изоляция была тем фактором, который благоприятствовал видообразованию. «Как удивительно, что два или три близкородственных, но все-таки отличающихся друг от друга вида дрозда-пересмешника могли возникнуть на трех соседних и абсолютно сходных островах. . . Это различие в организмах разных островов, может быть, частично объясняется глубиной моря между ними (которая показывает, что они не были соединены в течение недавних геологических процессов)» (Дарвин, 1939б, Соч., т. 3, с. 176). Позднее Дарвин пришел к более полному объяснению, связанному с признанием важной эволюционной роли биотических отношений. Становится понятным, почему он не упоминает о вьюрках, а охотно цитирует пример с дроздами-пересмешниками, у которых каждый вид обитает на отдельном острове. У вьюрков же широко распространено явление симпатрии: на маленьких центральных островах встречается несколько близкородственных видов.

Любопытно, что, приняв модель географического видообразования в качестве основного способа увеличения числа видов, Дарвин нигде не противопоставил географическую изоляцию естественному отбору. Географическая изоляция — предпосылка, благоприятствующая интенсивному действию естественного отбора. Однако медленные геологические и климатические изменения часто происходят без образования географических изолятов. Будет ли в этих условиях совершаться эволюционный процесс? Уже в 1842 г. Дарвин дал положительный ответ. Виды, заселяющие большие и сплошные ареалы, будут изменяться крайне медленно. Эволюционный процесс вряд ли завершится образованием новых видов (Дарвин, 1939а, Соч., т. 3, с. 98). В больших популяциях действие естественного отбора затруднено скрещиванием изменившихся форм с немодифицированными организмами, поглощающим благоприятные вариации. Дарвин четко различал явления, которые сейчас принято называть филетической эволюцией и видообразованием.

При обсуждении взаимодействия естественного отбора и географической изоляции в процессе видообразования с неизбежностью возник вопрос об эволюционном значении размера популяции. В малой изолированной популяции вероятность появления благоприятных вариаций ниже, чем в большой. Но в малых изолятах редкие вариации будут защищены от влияний скрещивания, которое может поглотить вариации. Небольшое число изолированных особей, у которых возникла полезная вариация, при миграции в необычные условия существования будут скрещиваться

друг с другом (инбридинг). Вариация не будет утрачена, как это может иметь место в большой популяции. В чреде поколений увеличится число модифицированных особей и географическая изоляция как бы будет защищать носителей полезных вариаций. Аналогичные рассуждения встречаются и в «Происхождении видов». Вокруг подобных рассуждений, как нам кажется, возникло ошибочное мнение, что географическая модель видообразования была создана Дарвином для того, чтобы преодолеть трудности, которые обычно возникают при слитной трактовке наследственности (см., например: Kottler, 1978). На самом же деле рассуждения Дарвина весьма аккуратны, так как подобные проблемы возникают и при дискретном понимании наследственности.

Дарвин предельно ясно выразил мысль о взаимодействии географической изоляции, размера популяции и естественного отбора в процессе видообразования: «Изменение внешних условий и изоляция, случайная ли вследствие того, что форма попала на остров, или вследствие опускания, разделившего материк, или большая горная цепь, и небольшое число особей будут всегда благоприятствовать вариации и естественному отбору» (1939а, Соч., т. 3, с. 98).

Свои идеи Дарвин также обосновывал аналогией между сорто- и породообразованием и происхождением видов. Применение человеком методического отбора фактически основывалось на микроизоляции и отборе, что и привело к резкому ускорению темпов создания новых хозяйственно-ценных форм.

Итак, в начале 40-х гг. Дарвин открыл новый градуальный механизм видообразования, который основывался на взаимодействии естественного отбора и географической изоляции.

Сальтационное видообразование и естественный отбор. С. Гулд и Н. Олдридж в статье, посвященной градуализму Дарвина, высказались однозначно: «После короткого раннего флирта с сальтациями в 1837 г. Дарвин никогда не испытывал сомнений в своей поддержке градуализма (конечно, он писал о разных темпах эволюции)» (Gould, Eldredge, 1983, p. 444). Был ли Дарвин действительно ортодоксальным градуалистом? Следует однозначно ответить отрицательно.

В «Очерке 1844 года» в главах об естественном отборе и географическом распространении видов Дарвин писал о «спортах» (sports) и рассуждал об их эволюционном значении. Обсуждение скачкообразной изменчивости и ее эволюционной роли именно в этих главах, по-видимому, не случайно. Дарвин не рассматривал «спорты» в качестве особого механизма видообразования, действующего помимо естественного отбора и географической изоляции.

Уместно напомнить, что термины «спорты» и «скачки» Дарвин употреблял в двух значениях, и порой трудно установить различия между ними: во-первых, в широко принятом смысле для обозначения резких и подчас уродливых уклонений от структуры; во-вторых, для обозначения вариантов, уникально модифицированных от нормальной структуры, т. е. для обозначения любой дискретной изменчивости (подробнее см.: Bowler, 1974).

Видообразование у растений может идти на основе резких сальтаций. «Некоторые преимущественно резко выраженные расы растений, которые можно сравнить с определенными спортами садоводов, несомненно существуют в природе» (Дарвин, 1939б, Соч., т. 3, с. 131). И в этом вопросе Дарвин рассуждал по аналогии, так как у него не было прямых данных, подтверждающих это положение на примере эволюции в дикой природе. Аналогия позволила ему создать концептуальную структуру для понимания сальтационного видообразования. «Известно несколько случаев, когда родоначальниками некоторых наших домашних рас были такие спорты, и, вероятно, таковы же были родоначальники многих других рас, особенно тех, которые в известном смысле можно назвать наследственными монстрами; например, там, где есть лишняя конечность или где все конечности укорочены (как у анконских овец), или где недостает части тела, как у бесхвостых собак или кошек» (там же, с. 118).

Далее обсуждается вопрос о механизмах возникновения сортов и пород на основе сальтаций. «Чтобы создать расу или породу, требуется вообще нечто большее, с тем, чтобы такие особенности стали наследственными, — именно п р и н ц и п о т б о р а, п о д р а з у м е в а ю щ и й и з о л я ц и ю (разрядка моя. — *Я. Г.*). Даже в редких случаях скачков, со свойственной им склонностью передаваться по наследству, нужно предотвращать скрещивание с другими породами. . .» (там же, с. 121). Дарвин не противопоставлял скачки естественному отбору и географической изоляции.

В VI главе Дарвин более подробно остановился на сальтационном видообразовании. Он вновь обратился к деятельности животноводов, делая акцент на эволюционном значении размера популяции. Предположим, рассуждал Дарвин, два животновода одновременно стремятся вывести новую породу, но один из них работает с огромным стадом, а другой — со стадом в 20—30 животных, обитающих на маленьком острове. Вероятность появления «скачка» значительно больше в огромном стаде. Однако из-за массовых скрещиваний с нормальными формами сальтация может быть утрачена в ряду поколений. «Скачки» появляются значительно реже в малом стаде. Однако из-за малого числа скрещивающихся особей резкая вариация имеет больше шансов на сохранение. Приняв такую логику, Дарвин возвратился к примеру животновода, работающего с большим стадом: «Если бы он мог отделить небольшое количество скота, включая потомство требуемого „скачка“, он мог бы надеяться, подобно человеку на острове, достичь своей цели» (Соч., 1939б, т. 3, с. 189). Отбор и изоляция небольшого числа особей могут способствовать созданию новых форм на основе резких вариаций.

При какой же геологической и экологической обстановке естественный отбор может закрепить сальтационную вариацию? Ответ Дарвина таков: на только что возникшем вулканическом острове, где существует много свободных стаций (там же, с. 190). Лишь при полной географической изоляции небольшой группы животных, попавших на остров, где имеются свободные стации, в дикой природе может дублироваться эффект животновода, который вывел, например, анконскую породу овец на основе отбора резко уклонившихся экземпляров.

Градуализм — важный компонент дарвиновской концепции. Однако идея постепенного видообразования не была канонизирована Дарвином и превращена в догму. О роли сальтаций в эволюции он высказался самым определенным образом, когда анализировал происхождение сложных инстинктов, а также таких эволюционных новшеств, как глаз, сердце и мозг. Он предвидел, что прерывистость палеонтологической летописи — одно из самых больших затруднений теории естественного отбора (там же, с. 158—159). Обращает на себя внимание тот факт, что Дарвин допускал возможность эволюции сложных органов как «сразу», так и более постепенно, когда сальтация обрастает отбором мелких вариаций в том же направлении. Эти мысли Дарвина внешне как бы созвучны современным представлениям об отборе генов-модификаторов.

Между сальтационными идеями Дарвина 1837 и 1844 гг. имеются существенные отличия. В более поздней модели развит популяционно-селекционный подход, которого не было ранее. Сальтации отбираются в малой изолированной популяции, и тем самым резко ускоряется темп видообразования. И все же следует помнить, что отбор сальтаций не является основным способом видообразования.

Что же побудило Дарвина сохранить элементы сальтационизма в 40-е годы? Самую общую причину следует искать в «пунктуализме» концепции Дарвина. «Спорты» увеличивали запас изменчивости, укрепляли веру в географическое видообразование, помогали решить проблему происхождения эволюционных новшеств и частично избавиться от трудностей в объяснении прерывистости палеонтологической летописи. В итоге дискретная изменчивость в широком смысле слова была вовлечена в орбиту действия естественного отбора.

Природа и происхождение надвидовых таксонов. Известный историк биологии К. Лимош выдвинул версию, что уже ранние рассуждения Дарвина об экономии природы, географическом распространении видов и естественном отборе позволили сформулировать принцип дивергенции (Limoge, 1970). Между экологическими воззрениями Дарвина и принципом дивергенции действительно существует связь, и в дальнейшем эта тема будет обсуждаться. В 40-е же годы Дарвин еще не сформулировал принцип дивергенции. Его взгляды на природу происхождения высших таксонов были ближе, как бы сейчас сказали, к школе кладистов, чем к школе эволюционных систематиков, которую он основал своим трудом «Происхождение видов».

Дарвин сам себе создал «интеллектуальные ограничения», не позволившие развить принцип дивергенции. Это было связано с сохранением элементов традиционной концепции экономии природы и с канонизацией островной биогеографии. Более того, в рамках представлений об абиотических факторах, как ведущих агентах естественного отбора, скорее всего принцип дивергенции вообще не мог возникнуть в его «творческой лаборатории». Рассмотрим эти важные вопросы более подробно.

Еще в 1837—1838 гг. Дарвин писал, что естественная система должна быть генеалогической. В своей идее происхождения от общего предка,

вполне очевидно, Дарвин видел объяснение иерархической системы Линнея. Он, можно сказать, по-своему развил представления об эволюции как ветвящемся процессе. Возможно, он хотел идею эволюции живой природы совместить с концепцией Лайелля о ненаправленных геологических изменениях Земли (Ospovat, 1981). Однако представления о ветвлении филетических линий вовсе не тождественны принципу дивергенции (см.: Mayr, 1974, 1981).

В 1844 г. Дарвин поставил задачу расширить и углубить объяснение природы классификации организмов. Из положения, что организмы располагаются по принципу соподчинения групп, он сделал вывод, что роды и семейства происходят от одного предкового вида. Но каким образом приложить теорию естественного отбора к объяснению происхождения надвидовых таксонов? Если теория естественного отбора способна объяснить линнеевскую иерархию в качестве следствия эволюции, значит она действительно носит универсальный характер. Лишь решив поставленную задачу, можно быть уверенным, что теория естественного отбора верна и прошла проверку в разных разделах естественной истории. Мысль Дарвина упорно работала именно в таком направлении. В этом можно убедиться, проанализировав главы VI—VIII «Очерка 1844 года» (1939б, Соч., т. 3, с. 167—215).

Дарвин вынужден был ослабить теорию географического видообразования. И это вполне понятно. Биогеографическую (пространственную) модель видообразования ему нужно было совместить с решением проблем филетической эволюции, сделав при этом акцент на естественном отборе как главной причине эволюции.

Основателями крупных таксонов, по Дарвину, могут стать широко расселенные виды, способные освоить разнообразные местообитания и стации, не полностью занятые другими видами. Например, у широко расселенного материкового растительного вида «отбором создается шесть разных рас или видов, каждый из которых наилучше приспособлен к своим новым привычкам и стациям. Его распространение доказывает, что он способен бороться с другими обитателями нескольких подобластей; и так как органические существа каждой большой области до некоторой степени связаны друг с другом, и даже физические условия в некоторых отношениях сходны, то мы можем ожидать, что за модификациями строения, которое дало нашему виду некоторое преимущество над конкурирующими видами в одной подобласти, последуют другие модификации в других подобластях» (там же, с. 202—203). Из шести зарождающихся видов часть подвергнется вымиранию в борьбе за существование. Места в экономии природы станут свободными, и среди оставшихся двух-трех видов наступят новые стадии видообразования, и соответственно они станут родоначальниками двух или трех групп видов. Степень сходства групп зависит от того, насколько сходными были виды-основатели. Если они образовывали новые группы видов (род), то последние объединялись в семейства. Из этого следует, пишет Дарвин, что от одного вида могут происходить целые роды и семейства. Вымирание промежуточных видов создает очерченность надвидовых таксонов, между которыми образуются раз-

рывы. «Как велико огромное количество вымерших форм по сравнению с современными!» (там же, с. 158).

Итак, в 1844 г. Дарвин нашел нить рассуждений, позволивших приложить теорию естественного отбора к объяснению видообразовательных процессов и надвидовой эволюции. При этом он не выдвинул каких-либо новых принципов. Но в цитированном отрывке Дарвин много пишет о борьбе и конкуренции. Не произошло ли ослабление географической модели видообразования в силу того, что он, Дарвин, по-новому оценил роль биотических отношений в эволюции. Думается, что нет. На первом месте у него стоит представление о неполностью занятой стации как необходимом условии успешного видообразования, а уже зародившийся вид включается в межвидовую борьбу, которая окончательно и решает его судьбу. Межвидовая борьба в таком контексте не является фактором естественного отбора, который формирует зарождающийся вид. Возможно, Дарвин и допускал подобную мысль, но он не видел связи между межвидовой борьбой и естественным отбором. Иначе говоря, популяционный подход, столь мастерски примененный им при изучении внутривидовых процессов и островной модели видообразования, еще не был экстраполирован на область межвидовых отношений, которые сложились на больших материках. На экологической сцене эволюционная игра разыгрывается не между популяциями, а между видами как «действующими лицами». Конечно, когда Дарвин «переправился» мыслью с острова на материк, решая проблемы происхождения надвидовых таксонов, он, естественно, больше стал обращать внимания на сложность и многообразие отношений между видами. В будущем это принесет большие творческие плоды.

Можно ли сказать, что, решая проблемы происхождения надвидовых таксонов, Дарвин одобрил модель симпатического видообразования? Он действительно ослабил географическую модель видообразования, когда стремился приложить теорию естественного отбора к объяснению монофилетического происхождения высших таксонов. Но Дарвин не принял и строго симпатрическую модель. При решении поставленной задачи в центре его внимания оказалась биогеография современных континентальных видов Южной Америки. Для этих видов характерно такое распространение, при котором происходит их географическое замещение. Сейчас подобные явления называются парапатрией и обычно интерпретируются как зоны вторичных контактов ранее изолированных популяций. Однако в процессе решения проблемы происхождения надвидовых таксонов Дарвин допускал возможность считать парапатрию первичным явлением и соответственно зарождение видов in situ без особых географических барьеров.

Островная биогеография позволила Дарвину создать вполне законченную модель видообразования без конфликта с классической концепцией экономии природы. Однако старые экологические воззрения и «островное» мышление служили тормозом для прямого приложения теории естественного отбора к объяснению механизмов происхождения надвидовых таксонов. У Дарвина, как и у его предшественников, можно встретить

рассуждения о таксономической дивергенции, проявляющейся в многообразии жизни. Однако таксономическая дивергенция рассматривалась Дарвином как побочный результат видообразовательных процессов. Следовательно, теория естественного отбора не имела прямого выхода на объяснение явлений дивергенции. Поэтому вряд ли можно утверждать, что Дарвин уже в 40-е годы выдвинул принцип дивергенции. То, что Дарвин еще не сформулировал принцип дивергенции, видно и из того, что связь между теорией естественного отбора и теорией макроэволюции осуществлялась через «промежуточное звено», а именно через анализ особенностей процессов видообразования у видов — основателей крупных таксонов. Об отсутствии в научном багаже Дарвина принципа дивергенции однозначно свидетельствуют и взгляды Дарвина на проблему классификации организмов.

Проблема классификации организмов решалась Дарвином целиком на основе идей общности происхождения и вымирания видов. «В конечном итоге мы видим, следовательно, что все основные факты родства в классификации органических существ можно объяснить теорией естественной системы, которая является просто генеалогической» (1939б, Соч., т. 3, с. 205). Выражение «естественная система», по Дарвину, тождественно выражению «генеалогическая система». Разработка концепции генеалогической системы позволила Дарвину начать коренным образом менять содержание базовых понятий натуралистов. «Термины „родство, отношения, семейства, адаптивные признаки“ и т. д., которыми натуралисты не могут не пользоваться хотя бы в переносном смысле, перестают быть метафорами и приобретают свое подлинное значение» (там же, с. 205). Итак, в 1844 г. Дарвин лишь стал на твердый путь развития эволюционной систематики, и «промежуточный финиш», как бы сейчас сказали, был достигнут в форме кладизма.

* * *

Среди историков биологии существуют разногласия по вопросу о том, достиг ли Дарвин в 40-е годы той эволюционной концепции, которая изложена в «Происхождении видов», или его взгляды претерпели радикальные изменения? Широко бытует точка зрения, что уже в эти годы Дарвин развил идею об относительной адаптации и свою концепцию борьбы за существование, а также представления о дивергенции (de Beer, 1962; Limoge, 1970).

Д. Осповат (Ospovat, 1981) высказал прямо противоположную точку зрения. Он утверждал, что эволюционизм Дарвина 40-х гг. всецело развивался в рамках старых идей естественной теологии. По мнению историка науки, об этом говорит сам факт принятия Дарвином идеи совершенной адаптации (ibid., p. 84—86). Однозначно ответить на поставленный вопрос трудно.

Как было показано, Дарвин одобрил ряд идей из старой концепции экономии природы и пользовался языком, характерным для естественной теологии. Однако старые понятия он стал наполнять эволюционным со-

держанием. Правда, когда Дарвин писал о малой величине внутривидовой изменчивости, существующей при стабильных условиях, то он столкнулся с трудностями при объяснении механизмов действия естественного отбора. Практика искусственного отбора свидетельствовала о возможности создания новых форм на основе кумуляции полезных вариаций, затрагивающих внешние признаки. Поэтому человек при помощи отбора создает новые сорта и породы, но не виды. Естественные средства отбора действуют в течение значительно больших периодов времени, и тем самым способны создать более глубокие и более совершенные адаптации к условиям существования. Однако что-то Дарвина не полностью устраивало в принятом объяснении. Значительно продвинувшись в эволюционных изысканиях, Дарвин вернулся к идее, от которой он, казалось бы, отказался в конце 30-х гг. (см. статью А. В. Яблокова).

Дарвин привлек гипотезу в виде Существа, отбирающего значительно тоньше, чем человек (1939б, Соч., т. 3, с. 133—134). Вездесущее и всевидящее Существо способно заглянуть во внутрь организмов и произвести отбор функционально значимых вариаций, которые очень редко возникают в природе. Именно эта линия рассуждений Дарвина прямо свидетельствовала о том, что он еще не порвал окончательно со старыми телеологическими идеями. Интерпретация абиотических факторов в качестве главных детерминантов внутрипопуляционных процессов и представления о малом запасе внутривидовой изменчивости и явились, по-видимому, непосредственными причинами для введения Творца в структуру научной теории. Конечно, этот вопрос еще требует специального рассмотрения.

«ЗРЕЛАЯ» ТЕОРИЯ

В ноябре 1845 г. в письме к Хукеру Дарвин ясно изложил свои творческие планы: «В течение следующего лета я надеюсь закончить мою геологию Южной Америки, затем немного займусь зоологией (систематикой усоногих раков. — *Я. Г.*) и, наконец, ура (hurrah) моей работе о виде» (Darwin, 1987, p. 264). Дарвин посвятил изучению усоногих раков восемь лет (1846—1854 гг.), и, как далее будет показано, эта работа сильно повлияла на идейную структуру теории эволюции. Лишь 9 сентября 1854 г. он начал сортировать заметки о виде и 14 мая 1856 г. начал писать книгу о виде. О масштабе предполагаемого исследования можно судить по следующим словам Дарвина: «В начале 1856 г. Лайелль посоветовал мне изложить мои взгляды с достаточной подробностью, и я сразу же приступил к этому в масштабе, в три или четыре раза превышающем объем, в который впоследствии вылилось мое „Происхождение. . .“, — и все же это было только извлечение из собранных мною материалов. Придерживаясь этого масштаба, я проделал около половины работы. . .» (1959, Соч., т. 9, с. 228). В письмах Дарвин называл эту работу «моей большой книгой» (Darwin, 1960, p. 443).

Во введении к «Происхождению видов» Дарвин ясно изложил причины, побудившие его прервать работу над большой книгой и опубликовать

более краткий вариант исследования. «Труд мой близок к завершению, но так как мне потребуется два или три или даже больше лет для его полного завершения, а здоровье мое далеко не сильное, то я решился опубликовать это извлечение. Особенно побуждает меня это сделать то, что м-р Уоллес, изучающий естественную историю Малайского архипелага, пришел к выводам, в основном совершенно сходным с теми, к которым пришел и я по вопросу о происхождении видов. . . Издаваемое сейчас извлечение по необходимости не совершенно. Я не могу приводить здесь ссылок или указывать на авторитеты в подкрепление того или другого положения» (Darwin, 1859, p. 1—2). В «Дневнике» Дарвин указал сроки написания глав в период за 1856—1858 гг., т. е. до получения очерка Уоллеса. Любопытно, что названия глав незаконченной рукописи совпадают с названиями, данными в «Происхождении видов», однако нумерация иная (1959, Соч., т. 9, с. 139).

Тайна «большой книги» Дарвина целиком открылась в 1975 г. Историк биологии Р. Стауффер опубликовал незаконченную рукопись Дарвина, предварительно названную «Естественным отбором» (Darwin, 1975). Объем рукописи 225 000 слов, а в первом издании «Происхождения видов» содержится 155 000 слов. Рукопись снабжена обширной библиографией, включающей 750 названий. Она состоит из 11 глав. Лишь четыре главы появились в «Происхождении видов» (о неполноте геологической летописи, о геологической смене органических существ, взаимное родство органических существ, повторение и заключение). Д. Кон (Kohn, 1985) сличил тексты «Естественного отбора» и «Происхождения видов». Ряд параграфов целиком идентичны. Однако имеются разделы и даже идеи, которые присутствуют лишь в одной из работ. Важно и то, что к «Естественному отбору» приложены варианты отдельных разделов, а также выписки и комментарии к источникам. «Естественный отбор» — великолепный подарок историкам биологии и методологам науки. Они получили редчайшую возможность более подробно изучить пути формирования гигантского синтеза знаний из разнообразных и порой альтернативных источников.

Вместе с тем даже публикация «Естественного отбора» не дает полного представления об объеме предполагаемой «большой книги». Дело в том, что в архиве Дарвина хранится шесть больших конвертов с выписками по географическому распространению видов, палеонтологии, абортивным органам, эмбриологии и классификации. Можно предположить, что если бы письмо Уоллеса не остановило работу Дарвина и соответствующие главы были бы написаны, то объем рукописи возрос бы в два раза. Короче говоря, грандиозный замысел Дарвина по написанию большой книги о виде никогда не был реализован. Тем ценнее становятся обильные заметки, выписки и переписка Дарвина, которые частично опубликованы, а частично хранятся в библиотеке Кембриджского университета.

Особо следует сказать о переписке и научных встречах Дарвина. После поселения в 1842 г. в Дауне его связь с современниками осуществлялась посредством переписки и кратковременных визитов к нему ведущих ученых. Так, например, в письмах к Хукеру Дарвин обсуждал вопросы

географического распространения видов, классификации, эмбриологии, значение понятий «высшее» и «низшее» в ботанике и в зоологии. От Эйса Грея были получены важные данные, которые использовались при решении проблем изменчивости видов и дивергенции. По-видимому, Дарвин обязан многим ученым и специалистам по разведению животных, которые профессионально информировали его по данной тематике. Лишь учтя все изложенное, можно обсуждать дальнейшую творческую эволюцию Дарвина.

Эволюция взглядов на изменчивость. По каким же направлениям теория Дарвина эволюировала, достигнув того уровня зрелости, который представлен в «Происхождении видов»?

В «Естественном отборе» и в «Происхождении видов» сформулированы принципиально новые воззрения Дарвина на изменчивость и ее эволюционную роль. «Я не сомневаюсь, что большая изменчивость существует в дикой природе» (Darwin, 1975, p. 164). Новая позиция Дарвина прежде всего связана с оценкой индивидуальных различий. «Имеются многочисленные слабые различия, которые можно назвать индивидуальными различиями, появляющиеся в потомстве несомненно или предположительно от общих родителей, обитающих в одной и той же ограниченной местности. . . Эти индивидуальные различия крайне важны, так как они доставляют материал естественному отбору, который кумулирует их, подобно тому, как человек кумулирует индивидуальные различия у своих домашних животных и культурных растений в угодном для себя направлении» (Darwin, 1859, p. 45). В пятом издании «Происхождения видов» этот отрывок Дарвин дополнил словами: «Индивидуальные различия часто наследственны» (1939в, Соч., т. 3, с. 301).

Дарвину важно было собрать фактический материал, опровергающий традиционный взгляд на индивидуальные различия. Надо было найти убедительные доказательства того, что индивидуальной изменчивости подвергнуты функционально важные внутренние органы, поскольку эти структуры используются для классификации видов и надвидовых таксонов. Кумуляция естественным отбором слабых индивидуальных различий могла вести к потенциально неограниченным эволюционным изменениям. «Эти индивидуальные различия обыкновенно касаются частей, которые натуралисты считают несущественными; но я мог бы привести длинный перечень фактов в доказательство того, что и части, которые должны быть названы существенными, все равно, с физиологической или систематической точек зрения, иногда варьируют у особей одного вида» (Darwin, 1859, p. 45).

Дарвин отметил многолетнюю работу по сбору фактического материала: «Я убежден, что самый опытный натуралист был бы удивлен многочисленности случаев, которые он мог бы собрать на основании авторитетных данных, подобно тому как я собирал их в течение длительного ряда лет» (разрядка моя. — *Я. Г.*) (ibid.). Однако итоги этой многолетней работы в «Происхождении видов» просто не видны. Кратко изложены факты изменчивости в разветвлении главных нервов при отхождении их от большого центрального узла у насекомых. Изменчивости подвергнуты и мускулы у личинок насекомых. Проанализированы случаи

полового диморфизма у бабочек и ракообразных, когда самец и самка одного вида различаются по размерам и окраске (ibid., p. 46—47). Интересен материал об образовании стойких наследственных рас у фитофагов при переходе на питание новым видом растений.

Ряд сомнений и недоразумений целиком развеялся после публикации «Естественного отбора». В рукописи глава «Изменчивость в природе» фигурирует под номером 4. Она была написана меньше чем за 1.5 месяца, с середины декабря 1856 г. по конец января 1857 г. Объем главы 80 страниц, а поскольку форматы книг не совпадают, то по количеству знаков разница выглядит еще внушительней. Структура главы более дробная и подчинена задаче показать на самых разнообразных объектах, что индивидуальные различия затрагивают все без исключения органы и признаки. 2-я глава «Происхождения видов» извлекалась из 4-й главы «Естественного отбора». Историк науки даже вправе ставить вопрос: не упустил ли Дарвин что-либо существенное?

В «Естественном отборе» представлен большой фактический материал по индивидуальной изменчивости. Вполне очевидно, что в «Происхождение видов» этот материал вошел крайне фрагментарно и в очень общей форме. Возможно, дело в том, что читательский адрес «Происхождения видов» был значительно шире, чем планируемой многотомной работы «Естественный отбор», рассчитанной на профессионалов. Достаточно сказать, что 30 страниц текста посвящены анализу индивидуальных различий и образованию разновидностей на основе их кумуляции естественным отбором. Таким образом «Естественный отбор» служит важнейшим источником обширных фактов, подтверждающих ключевые положения об изменчивости и ее эволюционной роли, которые сформулированы в «Происхождении видов».

Сейчас еще трудно выявить даже основные причины, повлиявшие на формирование новых воззрений Дарвина. Конечно, важна была обработка большого литературного материала. Но целенаправленный поиск материала предполагает наличие рабочей гипотезы. Наиболее вероятно, что новая идея зародилась в процессе работы Дарвина над систематикой усоногих раков, включавшей изучение эмбриологии и внутренней морфологии. Значимость сравнительно-эмбриологических исследований Дарвина для развития проблем эволюции показывают слова из «Происхождения видов»: «Не следует забывать, что систематики не с особым удовольствием встречают примеры изменчивости в существенных признаках и что найдется немного людей, которые стали бы тщательно изучать внутренние и существенные органы и сравнивать их у многочисленных экземпляров одного и того же вида» (1939в, Соч., т. 3, с. 301). По сути дела речь идет о популяционном подходе к изучению изменчивости, который и был применен Дарвином при изучении усоногих раков.

Так, например, описывая свою работу по систематике Cirripedia, Дарвин в 1849 г. писал Хукеру, что он столкнулся «с изменчивостью каждой части в слабой степени. Когда один и тот же орган строго сравнивается у многих индивидов, то я всегда обнаруживаю некую слабую изменчивость» (Darwin, 1960, p. 397). В монографии о сидячих усоногих раках Дарвин

высказался еще более определенно: «Не только каждый внешний признак значительно варьирует у большинства видов, но и внутренние части частично варьируют в удивительной степени и добавляют трудности. . . Безнадежно искать какой-либо вид, который имел бы широкую область распространения и многочисленные образцы которого демонстрировали бы абсолютную неизменность в форме или структуре» (Darwin, 1854, p. 155).

Не следует забывать и то, что в середине 50-х гг. Дарвин увлекся изучением практики разведения голубей (Secord, 1981). Материалы по изменчивости у голубей широко представлены в I главе «Происхождения видов». Они прямо демонстрируют роль индивидуальных различий в процессе селекции. Таким образом, взгляды Дарвина на изменчивость претерпели эволюцию в результате действия нескольких причин.

И все же первопричиной творческой эволюции Дарвина следует считать работы по изучению рецентных и вымерших форм усоногих раков, несмотря на то, что в «Происхождении видов» материалы по этой группе беспозвоночных животных представлены в основном в заключительной главе, посвященной проблемам классификации. Публикация «Естественного отбора» свидетельствует о более широком использовании материалов по систематике усоногих раков для решения проблемы индивидуальных вариаций и их эволюционной роли (Darwin, 1975, p. 96, 101, 282). В мемуарах Дарвин не просто указал на важность исследований по Cirripedia для понимания принципов классификации, а отметил, что изучаемая группа является «сильно варьирующей». Учитывая терминологию Дарвина, есть основание заключить, что речь идет об индивидуальной изменчивости в широком смысле слова. Из многолетних таксономических исследований Дарвин сумел извлечь максимальное количество данных для понимания эволюционного значения вариаций и индивидуальных различий, которые он отождествлял. Все это сказалось на дальнейшем развитии теории естественного отбора.

Популяционная концепция борьбы за существование и относительная адаптированность видов. В середине 50-х гг. вера Дарвина во всемогущество абиотических факторов в качестве причин эволюции резко ослабла. Скорее всего первое прямое и однозначное письменное утверждение Дарвина по этому вопросу датируется 5 августа 1856 г. В письме к Хукеру он писал: «В модификации (эволюции. — *Я. Г.*) прямому влиянию климата я отвожу малую роль» (Darwin, 1887b, p. 82). 25 сентября 1859 г. Дарвин писал Лайеллю: «Я очень рад, что Хукер, который читал мои географические главы, вполне согласен со взглядом на большую важность органических отношений» (Darwin, 1887b, p. 168—169).

В 1856 г. Дарвин стал оценивать роль биотических отношений выше роли абиотических в качестве агентов естественного отбора. Как он пришел к новым воззрениям?

Исключительный историко-научный интерес представляет небольшая рукопись Дарвина, которую можно назвать «Теория географического распространения видов». Рукопись была написана в ноябре 1854 г., а опубликована в качестве приложения к «Естественному отбору». Из заметки хорошо видно, что формирование взглядов Дарвина на важность биоти-

ческих отношений в географическом распространении видов и в эволюции находилось в тесной связи с его отказом от идеи абсолютной адаптированности видов к среде. Дарвин анализировал гипотетические последствия ситуации, которая сложилась бы в случае контакта флор и фаун Южной Америки и Австралии (Darwin, 1975, p. 582). Многие виды австралийского происхождения погибли бы в борьбе за существование, так как являются эндемиками и адаптированы к специфическим локальным условиям. Флора и фауна Южной Америки формировались в условиях более суровой борьбы за существование. Следовательно, адаптированность любого вида всегда выявляется по отношению к другим видам. Вид абсолютно приспособлен лишь в том смысле, что он способен в данное время и в данном местообитании выдержать борьбу за существование с другими обитателями данной страны. В случае же инвазии местный хорошо адаптированный вид может быть вытеснен более мощным мигрантом.

Подрыв идеи об абсолютно совершенной адаптации начался у Дарвина с оценки приспособительных возможностей вида в целом. Э. Майр же видел причину появления идеи относительной адаптации в принятии Дарвином вероятностной природы действия естественного отбора. Исторически это не верно. В 1844 г. Дарвин воспринял вероятностную теорию естественного отбора и одновременно придерживался идеи об абсолютно совершенной адаптации организмов и видов. Аргументируя свою точку зрения, Майр цитировал отрывок из «Происхождения видов» Дарвина, в котором речь идет об адаптации вида, а не внутривидовых вариантов (Mayr, 1964, p. XVII).

В заметке 1854 г. Дарвин обсуждал роль биотических отношений в географическом распространении видов, не затрагивая вопроса об их эволюционной роли. Но так как Дарвин уже приступил к подготовке будущего труда по теории эволюции, то, быть может, эволюционные проблемы помимо его желания «всплыли» сами по себе. Поэтому заметку 1854 г. можно рассматривать как «потенциальный» источник будущих воззрений. В результате биогеографических изысканий Дарвин лишь усомнился в абсолютном совершенстве адаптаций. «Сомнение» могло породить цепь других вопросов. Существуют ли пределы совершенствования адаптаций и каким образом происходит сам процесс совершенствования? Способна ли сама природа без внешней «интервенции» решать столь сложные задачи? В цитированном сентябрьском письме к Лайеллю Дарвин писал, что он придерживался ошибочных взглядов на экономию природы.

В трудах Дарвина 1856—1859 гг. необходимо искать ответы на все поставленные вопросы. Лучше всего начать анализ с изложения самых зрелых идей, которые содержатся в «Происхождении видов». Тогда будет легче искать и оценивать творческие пути Дарвина. Идея о большом запасе и разнообразии вариаций и индивидуальных различий в природе оказалась несовместимой с представлениями о совершенной адаптации, регулирующей появление изменчивости в строго фиксированных пределах и лишь при особых обстоятельствах. Надо было найти, так сказать, способы и пути применения столь богатой и разнообразной изменчивости. Логика и структура концепции Дарвина, хотя, возможно, несколько схе-

матично, но достаточно видны в 3- и 4-й главах «Происхождения видов». Когда Дарвин пришел к мысли о том, что возникновение вариаций не зависит от изменений в абиотических факторах, то следующим исследовательским шагом он разорвал причинно-следственную связь между геолого-географическими изменениями и действием естественного отбора.

Из идеи о сверхплодовитости организмов и ограниченности ресурсов, способных поддержать геометрический рост населения видов, Дарвин логически вывел борьбу за существование в качестве универсального явления природы. В метафорическое понятие борьбы за существование он включил представления о внутри- и межвидовой конкуренции, хищничестве и паразитизме. В результате борьбы за существование выживает лишь часть потомства каждого поколения. И чтобы виду выжить в условиях постоянного биотического «пресса», необходим большой запас вариаций. Выживание организмов в борьбе за существование носит не случайный характер. В силу наследственности части вариаций и индивидуальных различий избирательное выживание в ряду поколений будет переходить в дифференциальное размножение. На основе кумуляции вариаций происходит совершенствование адаптаций ко всей совокупности биотических и абиотических факторов.

Выдвижение на первый план биотических отношений и их популяционно-эволюционная интерпретация была важнейшим новшеством дарвиновской концепции эволюции и дает право на заключение, что Дарвин создал свою концепцию борьбы за существование, принципиально отличную от идей предшественников. В итоге концепция смен совершенных адаптаций была заменена идеей адаптации как постоянно совершенствуемого процесса. Именно конкурентная трактовка действия естественного отбора на уровне сообществ непосредственно вела к ликвидации представлений об абсолютно совершенной адаптации. «Так как естественный отбор действует путем конкуренции, то он адаптирует и совершенствует обитателей каждой данной страны только по отношению к другим обитателям; поэтому нам нечего удивляться тому, что виды какой-либо страны, хотя они с обычной точки зрения созданы и специально адаптированы для этой страны, побеждаются и вытесняются натурализованными организмами других стран. . . Не следует изумляться и тому, что все адаптации в природе, насколько мы можем судить, не абсолютно совершенны. . . Согласно теории естественного отбора, скорее представляется удивительным то, что не открыто еще большего числа подобных случаев отсутствия абсолютного совершенства» (1939b, Соч., т. 3, с. 653).

Если в 1854 г. взгляды Дарвина на роль биотических отношений в эволюции лишь зарождались, а в «Происхождении видов» получили зрелую трактовку, то в промежутке между 1854 и 1857 гг. следует искать источники, которые могут засвидетельствовать рост и развитие новых идей. Переписка Дарвина и особенно «Естественный отбор» и составляют такие важнейшие источники. Для «Естественного отбора» написание глав о борьбе за существование и естественном отборе было завершено к концу марта 1857 г. Из реальности борьбы за существование был сделан вывод: «Я не вижу пределов совершенствования путем естественного отбора»

(Darwin, 1975, p. 175). В данной рукописи принцип многообразия (principle of diversity), идея об относительной адаптации и концепция экономии природы анализируются в тесной связи и очень компактно. Этого нет в «Происхождении видов».

В центр дарвиновской трактовки борьбы за существование был поставлен индивид, а индивидуальные различия — в качестве материала для действия естественного отбора. «Индивидуум, обладающий слабой благоприятной вариацией, сохраняется или естественным образом отбирается и во многих случаях склонен передавать новшество потомству» (Darwin, 1975, p. 214). Слово «индивидуум» Дарвин выделил курсивом.

Индивидуалистическая (в противовес типологической) трактовка борьбы за существование привела Дарвина к выводу, что естественный отбор действует в любое время и видовые поселения не совершенно адаптированы к условиям жизни (ibid., p. 216). Весной 1858 г. к главе об естественном отборе Дарвин добавил мысль, что путем разделения труда можно неограниченно совершенствовать организмы (Darwin, 1975, p. 247—248). При этом он опирался на идею А. Мильн-Эдвардса о прогрессивном характере специализации органов (ibid., p. 356).

Дарвин продолжал пользоваться линнеевскими понятиями «экономия природы» и «политика природы», однако его взгляды принципиально отличались от предшественников. Он стал на путь создания эволюционно-динамичной концепции живой природы. В 1857 г. Дарвин четко сформулировал мысль, что число мест в экономии природы является практически безграничным, так как обусловливается прежде всего динамичными биотическими отношениями (ibid., p. 271). Следовательно, не существует жестких пределов, регламентирующих многообразие жизни на земле.

Наконец, был дан четкий и ясный ответ на, казалось бы, неразрешимый вопрос: откуда берутся и сколько незанятых мест в экономии природы? Эволюционный процесс, перестраивая биотические отношения, сам по себе создает вакансии в природе. Даже в стабильных сообществах происходят совершенствование адаптаций и экологическая специализация видов (разделение труда), тем самым создаются новые места в экономии природы и возникают новые эволюционные ситуации. В новой конструкции Дарвина само понятие «места» приобрело свойство чего-то гибкого и непостоянного (Ospovat, 1981). Дарвин наполнил понятие «места» настолько новым содержанием, что оно практически стало тождественным современному понятию экологической ниши. Так были разрушены старые статичные и телеологические концепции экономии и баланса природы.

В 50-е гг. «трехлимитная» модель эволюции и ранний пунктуализм Дарвина напрочь рухнули. Это целиком было связано с развитием новых взглядов Дарвина на запас индивидуальных различий и вариаций в природе и с оценкой эволюционной роли биотических отношений. М. Гизелин в статье «Индивидуум в дарвиновой революции» тонко подметил, что революционные шаги в мышлении Дарвина были связаны с акцентом внимания на индивиде (Ghiselin, 1971). В новой концептуальной структуре Дарвина две фундаментальные проблемы происхождения адаптаций и многообразия жизни на земле как бы столкнулись друг с другом и начал-

ся поиск единого решения. На новом исследовательском уровне встала задача связать идеи естественного отбора, относительной адаптации, увеличения числа видов и происхождения надвидовых таксонов. Нужен был какой-то широкий объединяющий принцип.

Принцип дивергенции. 8 июня 1858 г. в письме к Хукеру Дарвин писал: «Принцип дивергенции вместе с естественным отбором составляют краеугольные идеи моей книги» (Darwin, 1903a, p. 109). В 1876 г. Дарвин хорошо изложил суть принципа дивергенции и его происхождение: «. . .в то время (1844 г. — *Я. Г.*) я упустил из виду одну проблему, имеющую огромное значение, и меня изумляет — если только не вспомнить анекдота о колумбовом яйце — каким образом я мог не обратить внимания как на саму проблему, так и на путь к ее решению. Проблема эта — тенденция органических существ, происходящих от одного корня, дивергировать по мере того, как они модифицируются в своих признаках. Тот факт, что они значительно дивергировали, с очевидностью следует из принципа, на основании которого мы в состоянии всевозможные виды классифицировать в роды, роды в семейства, семейства в подотряды и так далее. . . Решение, как я полагаю, состоит в том, что модифицированное потомство всех доминирующих и количественно возрастающих форм имеет тенденцию адаптироваться к многочисленным и весьма разнообразным (по своим условиям) местам в экономии природы» (1959, Соч., т. 9, с. 228).

Действительно ли в 1844 г. Дарвин случайно «упустил» из виду проблему дивергенции? Трудность решения вопроса состоит в том, что во многих исследованиях не проводится различий между дивергенцией как свершившейся эволюционной историей (явления дивергенции) и принципом дивергенции как сложным теоретическим обобщением со сложной историей формирования (см.: Brackman, 1980).

В историко-научном плане интересна следующая постановка вопросов: что препятствовало формулировке принципа дивергенции в 30—40-е гг.? Каковы были эмпирические и теоретические предпосылки для возникновения радикально новых воззрений Дарвина на природу высших таксонов и классификацию? Скорее всего ответы следует искать в том, что принцип дивергенции нельзя было развить в рамках «трехлимитной» модели эволюции и раннего «пунктуализма».

В формулировке принципа дивергенции было обобщено все новое, что внес Дарвин в свою теорию. Этот принцип, быть может, лучше всего выражает суть «зрелой» теории. Ранний «пунктуализм» Дарвина был трансформирован в более современную версию, согласно которой часть видов могут претерпевать дивергенцию, а другая часть может оставаться стабильной в течение длительных промежутков времени, что и нашло наглядное отображение в схеме дивергенции, приложенной к «Естественному отбору» и «Происхождению видов».

Следует воспроизвести концептуальную структуру принципа дивергенции и объяснить простую логическую связь между новой трактовкой естественного отбора и проблемой классификации организмов, связь, которую Дарвин нашел не сразу и не так-то просто. В природе всегда существует

много вариаций, что позволяет естественному отбору адаптировать вид к различным биотическим и абиотическим факторам. Адаптации и «разделение труда» (специализации) подразделяют вид на разновидности, которые в свою очередь могут стать зарождающимися видами. Чем больше разновидность будет уклоняться от родительского вида, тем больше шансов на его сохранение, так как откроется больше возможностей для создания своего места в экономии природы. Разделение труда ведет к тому, что на территории может ужиться тем больше видов, чем более они различаются по потребностям и привычкам. Дивергенция ослабляет интенсивность конкуренции и тем самым всячески поощряется естественным отбором. Таким образом, таксономическая дивергенция является результатом действия естественного отбора, создающего множество адаптаций и специализаций. Следовательно, естественный отбор способен прямо объяснить природу классификации организмов: разделение труда в группах, эколого-физиологическая специализация видов в использовании спектра ресурсов объясняют, почему группы включаются друг в друга и соподчиняются.

В «Происхождении видов» хорошо видна связь между борьбой за существование, естественным отбором и дивергенцией признаков, а также приложением последней к проблеме классификации: «Естественный отбор, вытекающий из борьбы за существование и почти неизбежно приводящий к вымиранию форм и дивергенции признаков у потомков каждого прародительского вида, объясняет эту важную и общую черту в родстве всех организмов, именно их расположение группами, соподчиненными одна другой» (Дарвин, 1939в, Соч., т. 3, с. 622). Принцип дивергенции выведен в качестве следствия теории естественного отбора. Приложение принципа дивергенции к решению проблем классификации означало, что теория естественного отбора, наконец-то, прошла проверку в разных разделах естественной истории и приобрела обширный эмпирический базис. Ведь проблемы систематики были самыми сложными в естественной истории. Они решались на основе глубокого знания и синтеза разнообразных фактов и принципов из таких наук, как эмбриология, морфология, биогеография и экология.

Развитие Дарвином принципов эволюционной систематики как раз шло на основе принципа дивергенции. Как и ранее, Дарвин признал генеалогию в качестве основной идеи классификации (там же, с. 612). Однако, в отличие от более ранних взглядов, Дарвин полагал, что «генеалогия сама по себе не дает классификации» (Darwin, 1887b, p. 247). Он сделал шаг вперед: «Р а з м е р (разрядка *Дарвина*) различий в разных ветвях или группах, находящихся в одной и той же степени кровного родства с общим предком, может колебаться весьма значительно, так как он зависит от разных степеней модификации, пройденных этими группами; это и выражается размещением форм по разным родам, семействам, подотрядам и отрядам» (1939в, Соч., т. 3, с. 612).

Новый взгляд на природу эволюционного процесса позволил Дарвину продвинуться в понимании естественной системы. «Таким образом, естественная система представляет генеалогическое распределение существ, как в родословном древе, но размер модификаций, пройденных разными

группами, выражается в размещении их по разным так называемым родам, семействам, подотрядам, отрядам и классам» (там же, с. 613). В современных исследованиях принцип дивергенции является как бы демаркационной линией, разделяющей так называемых кладистов и эволюционных систематиков (см.: Simpson, 1961; Mayr, 1974; Тахтаджян, 1980, 1987; Татаринов, 1984).

По возможности проследим «генеалогию» принципа дивергенции. Само выражение «принцип дивергенции» Дарвин впервые употребил в письме к Хукеру в связи с изучением близкородственных видов флоры Британии. Письмо датировано 22 августа 1857 г. (Darwin, 1903b, p. 99). В марте этого же года он написал страничку о дивергенции признаков (не пользуясь выражением «принцип дивергенции») для книги «Естественный отбор» и поместил ее в шестой главе, посвященной теории естественного отбора. Первое практически законченное изложение принципа дивергенции появилось в письме к Эйса Грею от 5 сентября 1857 г. В мае—начале июня 1858 г. Дарвин быстро написал раздел о принципе дивергенции для планируемой книги «Естественный отбор». В процессе подготовки «Происхождения видов» он продолжал совершенствовать понимание принципа дивергенции. Следует напомнить, что принцип дивергенции прежде всего формировался в связи с решением фундаментальных проблем классификации, и в мемуарах Дарвин этот момент всячески отмечал.

Многолетняя деятельность по систематике усоногих раков предоставила хорошую возможность для конкретной проверки эволюционных идей 30—40-х гг. В ходе этой работы Дарвин усомнился в ряде ранних идей и позднее от них избавился. Эта же деятельность способствовала зарождению и росту новых идей, которые проверялись и уточнялись на более широком материале, заимствованном из разных разделов естественной истории. Трудности историко-научного анализа заключаются в том, что в «Происхождении видов» эволюционные идеи сформулированы в общем виде без указания источников. Поэтому так трудно выявить связь между работой Дарвина по систематике и Дарвином-эволюционистом. Кроме того, эта связь откровенно скрывалась самим Дарвином, так как он опубликовал исследования по систематике до выхода в свет «Происхождения видов». Научное сообщество еще не было знакомо с эволюционной теорией Дарвина.

В последние годы историки науки на основе изучения архивного материала Дарвина 40—50-х гг. создали несколько интересных гипотез. Главный вывод состоит в том, что Дарвин выдвинул несколько версий принципа дивергенции, обсуждая проблемы классификации и эмбриологии (Bowler, 1974; Ospovat, 1981), географического распространения видов, относящихся к малым и более крупным родам (Browne, 1980), многообразия видов и экологических отношений между ними (Limoge, 1970; Schweber, 1980). Прежде чем сформулировать принцип дивергенции в виде теоретического обобщения, Дарвин в ограниченном виде использовал и проверил его в разных разделах естественной истории.

Среди историков науки и журналистов, пишущих на научные темы, бытуют и иные версии: Дарвин развил принцип дивергенции лишь после

знакомства со статьей Уоллеса 1855 г. (Brackman, 1980). Действительно, в 1855 г. Уоллес опубликовал свою первую статью по вопросам эволюции, в которой еще не было даже намека на реальность естественного отбора в природе. Правда, в статье можно обнаружить указания на возможное существование таксономической дивергенции, что, впрочем, не отрицал и Дарвин еще в 1844 г. Но ведь Уоллес не предложил единого объясняющего принципа, который охватывал бы разнородные явления. Дж. Броокс полагает, что Дарвин сумел понять значение принципа дивергенции, после того как прочитал статью Уоллеса 1858 г. Дарвин получил очерк Уоллеса 18 июня 1858 г., т. е. тогда, когда уже изложил принцип дивергенции в письме к Грею и закончил работу над ним для «Естественного отбора».

Важно и то, что архивисты единодушны во мнении, что Дарвин непосредственно работал над созданием принципа дивергенции в течение 10 лет (1847—1857 гг.). Уже в 1847 г. он видел общее решение проблемы дивергенции, когда переосмысливал в эволюционном контексте идею ветвящейся природы, сформулированную в эмбриологических и таксономических работах К. Бэра и Р. Оуэна (Ospovat, 1981, p. 172—173). Есть мнение, что Дарвин окончательно сформулировал принцип дивергенции в 1857 г. В это время он завершил работу по изучению биогеографии видов. относящихся к малым и значительно более крупным ботаническим родам. Ботаническая «арифметика» — главная исследовательская линия Дарвина, которая никак не связана со статьей Уоллеса (Browne, 1980). Разногласия побудили Д. Кона вновь обратиться к архиву. Историк пришел к выводу, что скорее всего истина лежит где-то посередине (Kohn, 1985). Кульминационным эпизодом следует считать ноябрь 1854 г. Концептуализация принципа дивергенции произошла в очень короткий период благодаря мощному интеллектуальному взрыву в мышлении Дарвина. Дарвин обнаружил связь между таксономической дивергенцией и естественным отбором. Важную роль сыграла работа А. Мильн-Эдвардса по физиологическому разделению труда, которую он осмыслил в аспекте дивергентной эволюции. В это же время выполнялись первые исследования по дивергенции в малых и значительно более крупных родах насекомых. Нельзя отрицать важности исследований по ботанической «арифметике», но эта работа велась с целью проверки справедливости идеи, которая зародилась ранее. В манере, присущей Дарвину, исследования продолжались в течение нескольких лет. Таким образом, все основные идеи и их письменное изложение появились у Дарвина до знакомства со статьями Уоллеса.

В аспекте отношений Дарвин—Уоллес существует более общая проблема. Долгое время Дарвина и Уоллеса трактовали как интеллектуальных близнецов, как соавторов теории естественного отбора. При таком подходе сложные отношения между Дарвином и Уоллесом сводились лишь к выяснению приоритета. Тем не менее в историко-научных реконструкциях важны не только параллели, но и различия в логике и подходах двух ученых.

В отличие от «зрелой» позиции Дарвина Уоллес в 1858 г. допускал,

что существуют определенные пределы многообразию видов. В объяснении Уоллеса не содержалось идеи о разделении ресурсов, ведущем к созданию новых эволюционных возможностей. Экологическая позиция Уоллеса носила статичный характер и была близкой к позиции Дарвина 1844 г. Трактовка дивергенции Уоллесом была менее зрелой по сравнению с принципом дивергенции, который Дарвин выдвинул в 50-е гг.

Принцип дивергенции как сложное обобщение не только характеризует Дарвина как блестящего теоретика, но и как опытного натуралиста. Развитие принципа дивергенции венчало работу Дарвина по созданию теории естественного отбора.

Принцип дивергенции и концепция видообразования. К 1856 г. теоретический и эмпирический багаж Дарвина резко возрос. Он развил принцип дивергенции, приобрел богатый опыт систематика сложной полиморфной группы беспозвоночных животных. У Дарвина сложились обширные контакты с ботаниками, особенно с Хукером. Мир растений был удивительно похож на усоногих раков: малоподвижный образ жизни, разнообразие способов размножения, а также жизненных форм, сосуществующих в границах больших континентальных ареалов. Взгляды Дарвина на видообразование сделались более гибкими и разнообразными. Они стали для Дарвина фрагментом решения более общей проблемы дивергенции признаков. Теория видообразования Дарвина 50-х гг. всецело базировалась на гипотезе, что виды, имеющие в своем составе большее количество разновидностей, создадут и больше видов. Следовательно, «разновидности — только зарождающиеся виды», а «виды — более резко обозначавшиеся и постоянные разновидности» (1939в, Соч., т. 3, с. 651). Эти положения явились для Дарвина ключевыми в понимании дивергенции и видообразования. Ясно, что взгляды Дарвина на разновидности и виды носили эволюционный характер. М. Гизелин тонко подметил, что Дарвин создал оригинальную концепцию «эволюирующего вида» (Ghiselin, 1969). При помощи своей концепции он решал не только сугубо научные задачи, но и видел в ней антикреационистский аргумент. Креационистская трактовка вида всячески отрицала возможность превращения разновидности в самостоятельный вид. Вот почему Дарвину важно было утвердить мысль о естественноисторическом происхождении видов. Концепция эволюирующего вида формировалась с целью объяснения филетической эволюции, т. е. трансформации видов во времени и их дивергенции. Тезис о разновидности как зарождающемся виде наилучшим образом соответствовал поставленной задаче. При такой логике исследования вопрос о роли географической изоляции в видообразовании отодвигался на второй план. Вряд ли можно согласиться с Э. Майром, что Дарвин якобы смешал филетическую эволюцию (вертикальную) и видообразование (горизонтальную). Видообразование, по Майру, происходит в результате взаимодействия многих факторов, где первичным и ведущим является географическая изоляция, Дарвин же ошибочно считал естественный отбор и географическую изоляцию альтернативными механизмами эволюции (Mayr, 1982).

Столь критическая оценка взглядов Дарвина на видообразование

крупнейшим специалистом Э. Майром, естественно, требует тщательного исторического и текстологического исследования, которое, возможно, станет делом будущего. Один аспект этой критики только что был рассмотрен. В целом же сразу бросается в глаза, что Майр «прочитал» Дарвина сквозь призму своей концепции видообразования. Однако у самого Майра есть оппоненты (например, Н. Н. Воронцов, К. М. Завадский, А. Л. Тахтаджян, М. Уайт) или исследователи, придерживающиеся более «умеренных» взглядов на роль географической изоляции в эволюции (Ф. Добржанский).

Вопрос об отношении Дарвина к эволюционной роли географической изоляции достаточно сложен (см.: Vorzimmer, 1970; Sulloway, 1979).

Уже в ноябре 1854 г., когда Дарвин интенсивно работал над решением принципа дивергенции, он искал связь между видообразованием (увеличением числа видов) и филетической эволюцией. Он склонялся к мысли, что во всяком случае у видов, населяющих большие и непрерывные территории, зарождающаяся форма не может быть полностью изолирована от предковой формы. В большой популяции должен проявиться «сильный» или «энергичный» отбор (vigorous selection), который защитил бы благоприятные вариации от «заболачивания» и тем самым изолировал бы зарождающуюся форму от родительской на основе поведенческих реакций (Darwin, 1975, p. 582).

Тщательный анализ опубликованной рукописи Дарвина ведет к выводу, что по мере того как сложные полиморфные виды животных и растений все более приковывали его внимание, возникало сомнение в справедливости взглядов на видообразование, которых он придерживался в 40-е гг. Действительно ли малая изолированная популяция наиболее благоприятна в «мануфактуре видов»? В малых популяциях низка вероятность появления благоприятных вариаций. Малые популяции больше подвержены вымиранию. По этим причинам скорее большие материковые ареалы наиболее благоприятны для создания новых видов. Если континентальные трещины или опускания материков (например, Южная Америка) превращают континент во временный «архипелаг», то складываются идеальные условия для возникновения вариаций и направленного действия естественного отбора. Географическая изоляция всегда благоприятствует возникновению новых видовых форм. Однако у континентальных видов помимо географического обособления существуют и другие факторы, ограничивающие свободное скрещивание (Darwin, 1975, p. 260—261, 265, 273—274).

Принцип дивергенции также увеличил интерес Дарвина к континентальным видам, которые скорее всего являются родоначальниками крупных таксонов. Прилагая к анализу видообразования принцип дивергенции, Дарвин обратил внимание на экологические и этологические аспекты изоляции (Darwin, 1975, p. 257). Идея изоляции без географической обособленности зарождалась у Дарвина для объяснения возможности видообразования у позвоночных животных, образующих непрерывный континентальный ареал. Однако вскоре он понял, что новые взгляды лучше применимы к растениям и к беспозвоночным животным. У организмов, ведущих сидячий или прикрепленный образ жизни, при нарушении би-

сексуальности (гермафродитизм, партеногенез, апомиксис), образование новых видов может происходить без полной географической изоляции, «хотя и в подобных случаях изоляция, по крайней мере частичная изоляция, очень благоприятствовала бы естественному отбору» (Darwin, 1975, p. 256).

Итак, Дарвин создал концепцию частичной изоляции, при помощи которой стремился объяснить видообразование, протекающее на континентах, при стабильных геолого-географических условиях. Новая концепция изоляции органически сливалась в его мышлении с представлениями о большом запасе вариаций у широко расселенных континентальных видов, а также с его взглядами на роль биотических отношений в эволюции. Дивергенция и видообразование могут происходить без «диффузии» вида в новые изолированные местности. «Я не сомневаюсь, что многие виды образовались в различных точках абсолютно непрерывного ареала, где физические условия самым нечувствительным образом изменяются от одной точки к другой» (Darwin, 1975, p. 266).

Видообразование как полифакториальный процесс. У Дарвина действительно накопилось достаточно веских доказательств в пользу «негеографической» модели видообразования. Поэтому удивляет то, что при малейшей возможности он всячески отмечал эволюционное значение географической или пространственной изоляции. Дарвин не противопоставлял естественный отбор изоляции, а всегда рассматривал последнюю среди «обстоятельств, благоприятствующих естественному отбору». Гибкость позиции Дарвина хорошо видна при обсуждении вопроса о видообразовании у позвоночных животных. «Я продолжаю верить, что в случае, когда много индивидов свободно скрещиваются и животные являются высокоподвижными, отбор модифицированной формы в силу свободного скрещивания может замедлиться в такой степени, что тенденция к варьированию в одном направлении будет сильно затруднена. Следовательно, я прихожу к выводу, что некоторая степень изоляции крайне желательная» (Darwin, 1975, p. 255—256).

После того как Дарвин оценил роль биотических отношений в эволюции и признал активное видообразование у широко расселенных континентальных видов, острова и архипелаги перестали быть для него уникальной моделью эволюции в целом. Он перестал искать у малых изолятов лишь преимущества, а стремился выявить все особенности, присущие малым изолированным колониям. Дарвин хорошо показал двойную природу колонизации. Даже при успешной инвазии мигранты часто подвержены вымиранию, как и любые малые материковые популяции. В малых колониях имеется малый запас вариаций, они могут оказаться более слабыми в конкурентном отношении или подвергнуться уничтожению хищниками. Успех колонизации определяется «генеалогией» мигрантов. Если новые поселенцы происходят от широко расселенных континентальных видов, одержавших победу в борьбе за существование, то успех колонизации резко возрастает. Поэтому мигранты, попадая в менее суровые условия борьбы за существование, получат шанс на быстрое видообразование и широкое распространение.

Именно анализ видовых поселений островов и архипелагов лучше всего свидетельствует о том, что Дарвин рассматривал видообразование как процесс, складывающийся из взаимодействия многих факторов (географическая изоляция, размер популяции и величина ареала, биотические отношения, размах изменчивости и интенсивность действия естественного отбора). В итоге Дарвин по сути дела пришел к модели видообразования, очень близкой к той, которая сейчас называется «быстрое видообразование на основе принципа основателя». «Иммиграция нескольких новых форм или даже одной может вызвать настоящую революцию в отношениях между старыми поселенцами. Если некоторое число форм модифицировалось путем естественного отбора, то лишь это одно почти неизбежно будет вести к модификации других поселенцев. Мы видим органическое действие и реакцию. Вся природа связана сетью отношений: если некоторые формы модифицировались и совершили прогресс, то те, которые не модифицировались, рано или поздно будут вымирать. . . Следовательно, я заключаю, что изоляция значительным образом благоприятствует созданию через естественный отбор новых видовых форм. Изоляция также будет ограничивать действие свободного скрещивания» (Darwin, 1975, p. 271—272).

Любопытно, что когда Дарвин начал рассматривать географическую изоляцию во взаимодействии с биотическими отношениями как «инициаторами» эволюции, то острова и архипелаги он увидел в совершенно ином свете. Они оказались удачным модельным объектом, подтверждающим новую трактовку естественного отбора.

Дарвин обратил внимание на то, что эндемичность фауны Галапагосских островов нельзя объяснить действием абиотических факторов. Острова расположены друг подле друга и на одной высоте. Они сходного геологического происхождения и одинаковы по климату. «Для меня это долго оставалось большой трудностью, но она объяснялась главным образом прочно укоренившимся заблуждением считать физические условия за наиболее важные, тогда как нельзя и спорить, что характер одних видов, с которыми другим приходится конкурировать, по крайней мере столь же важен и обычно еще более важен для успеха. . .» (1939в, соч., т. 3, с. 599).

Мысли Дарвина об островной биогеографии тропиков не оставляют никаких надежд на обвинение его в том, что он сводил сложный процесс видообразования к одному естественному отбору или трактовал естественный отбор и изоляцию в качестве альтернативных механизмов эволюции. Открытие Дарвином двойной природы инвазии говорит о близости его воззрений к воззрениям современных теоретиков островной биогеографии (Э. Майр, Р. Мак-Артур). Например, хорошо известно, что размер ареала очень важен у вновь возникшего вида в условиях островной изоляции, так как скорости вымирания обратно пропорциональны размеру популяции. Число же эндемичных видов на островах прямо пропорционально размеру острова (Mayr, 1965). Мысли Дарвина о том, что представители широко расселенных континентальных видов получат больше всего шансов на удачное вселение, весьма созвучны идее о возможности удачной инвазии у K-отобранных видов (MacArthur, Wilson, 1967).

Вряд ли можно так прямолинейно и энергично утверждать, что Дарвин смешал филетическую эволюцию и видообразование. Прежде всего обращает на себя внимание тот факт, что Дарвин анализирует дивергенцию и видообразование в одной главе и в тесной связи (глава о естественном отборе). Естественно, что при этом он сделал акцент на трансформации вида во времени. Но обсуждение проблем видообразования было продолжено Дарвином в главах, посвященных географическому распространению видов. Здесь уже Дарвин сделал акцент на пространственном аспекте видообразования, т. е. пытался дать ответ на вопрос об увеличении числа видов и причинах, действующих в ходе расслаивающей эволюции. Правда, восприятие и анализ материала затруднен терминологическими сложностями. В то время еще не пользовались самим термином «видообразование» (speciation). Дарвин писал об «образовании видов путем естественного отбора» и о «мануфактуре видов» (the manufacturing of species) (Darwin, 1975, p. 261). Теория видообразования вообще еще не была концептуализирована, так как отсутствовали такие базовые понятия, как аллопатрическое и симпатрическое видообразование, хотя суть обозначаемых явлений для Дарвина была вполне ясной.

* * *

От возникновения идеи об естественном отборе как причине эволюции до систематического изложения селекционистской теории эволюции прошло более 20 лет (1838—1859). В эволюции взглядов Дарвина были и периоды застоя, и периоды быстрых изменений (1842—1844, 1854—1859).

Эволюционная концепция Дарвина 40-х гг. включала ряд базисных положений, от которых он позднее отказался: о существовании в природе малого запаса внутривидовой изменчивости; бо́льшая роль абиотических факторов в эволюции по сравнению с биотическими. Однако Дарвин не был ортодоксальным градуалистом. Более того, он не противопоставлял теорию естественного отбора представлениям о возможной роли сальтаций в эволюции. Дарвин рассуждал о благоприятных условиях для выживания и размножения «спортов»: сальтации могут закрепиться под воздействием естественного отбора в малых изолированных популяциях, обитающих на вулканических островах с обедненным видовым составом.

«Зрелая» теория Дарвина (50-е гг.) включила в себя ряд радикальных новшеств. На основе обширных сравнительно-эмбриологических исследований по усоногим ракам и обобщения большого литературного материала он принципиально изменил взгляды на изменчивость: в природе существует большой запас внутривидовой изменчивости. Дарвин пришел к выводу о более важной роли биотических отношений в эволюции по сравнению с абиотическими факторами. Его новые эколого-эволюционные воззрения зафиксированы в популяционной концепции борьбы за существование. Новая трактовка естественного отбора означала появление эволюционного синтеза, основанного на тесном единстве идей, которые сейчас входят в компетенцию генетики популяций и синэкологии. Дарвин развил принцип дивергенции, составивший теоретическую основу

эволюционной систематики. Принцип дивергенции позволил прямо приложить теорию естественного отбора к объяснению происхождения надвидовых таксонов.

Исторический анализ теории Дарвина неизбежно порождает новые методологические проблемы науки, которые могут стать предметом специального исследования. Дело в том, что наш комментарий однозначно свидетельствует о том, что во все издания своего труда Дарвин вносил дополнения и поправки, т. е. налицо эволюция текста. Однако эти изменения вряд ли могут быть сравнимы с теми кардинальными изменениями, которые претерпела теория до публикации. Таким образом, онтогения теории свидетельствует о том, что «эмбриональные изменения» приводят к более резким и более драматическим результатам, чем изменения, имеющие место в «постэмбриональном» развитии. Разумеется, совершенствование теории всегда происходит в результате сложного взаимодействия научных и вненаучных факторов. Но при сопоставлении теории до и после публикации становится очевидным, что в результате внутреннего диалога ученого более радикально меняется теория, чем в результате реакции ученого на критическую деятельность научного сообщества. Последняя скорее всего ведет к поиску защитных аргументов и некоторому смещению акцентов на основе интеллектуальных ресурсов, которые уже содержатся в теории.

ЛИТЕРАТУРА

Дарвин Ч. Очерк (Скетч) 1842 года // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1939а. Т. 3. С. 79—112.

Дарвин Ч. Очерк 1844 года // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1939б. Т. 3. С. 113—239.

Дарвин Ч. Происхождение видов // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1939в. Т. 3. С. 253—680.

Дарвин Ч. Воспоминания о развитии моего ума и характера: Автобиография // Собр. соч.: В 9-ти т. М.; Л., 1959. Т. 9. С. 166—242.

Лайэлль Чарльз. Основные начала геологии или новейшие изменения земли и ее обитателей. М., 1866. Т. 2.

Татаринов Л. П. Кладистический анализ и филогенетика // Палеонтол. журн. 1984. № 3. С. 3—16.

(*Тахтаджян А. Л.*). *Takhtajan A.* Outline of the classification of flowering plants (Magnoliophyta) // Bot. Rev. 1980. Vol. 46. P. 225—359.

Тахтаджян А. Л. Система магнолиофитов. Л., 1987. 439 с.

Beer de G. The Wilkins lecture: The origins of Darwin's ideas on evolution and natural selection // Proc. Roy. Soc. London. B. 1962. Vol. 155, N 960. P. 321—338.

Bowler P. Darwin's concept of variation // J. Hist. Med. and Allied Sci. 1974. Vol. 29. P. 196—212.

Brackman A. A delicate arrangement: The strange case of Ch. Darvin and A. Wallace. New York, 1980.

Brooks J. Alfred Russel Wallace's theory of evolution. New York, 1984.

Browne J. Darwin's botanical arithmetic and the «principle of divergence», 1854—1858 // J. Hist. Biol. 1980. Vol. 13, N 1. P. 53—90.

Darwin Ch. A monograph on the Sub-class Cirripedia, with Figures of all the species: The Balanidae (or sessile Cirripedies). London, 1854.

Darwin Ch. The life and letters, including an autobiographical chapter. London, 1887a. Vol. 1.

Darwin Ch. The life and letters. London, 1887b. Vol. 2.

Darwin Ch. More letters. London, 1903a. Vol. 1.

Darwin Ch. More letters. London, 1903b. Vol. 2.

Darwin Ch. The life and letters. New York, 1960. Vol. 1.
Darwin Ch. (1859). On the origin of species. A facsimile of the first edition. Cambridge, Mass., 1964.
Darwin Ch. Natural selection: Written from 1856 to 1858/Ed. Robert Stauffer. Cambridge, 1975.
Darwin Ch. The correspondence. Cambridge, 1987. Vol. 3.
Darwin Ch., *Wallace A.* Evolution by natural selection. Cambridge, 1958.
Darwin Ch. (ed.). The zoology of the voyage of H. M. S. Beagle. Pt. 3. Birds. London, 1941.
Ghiselin M. The triumph of the Darwinian method. Berkeley; Los Angeles, 1969.
Ghiselin M. The individual in the Darwinian revolution // New literary history. 1971. Vol. 3, N 1. P. 113—134.
Gould S., *Eldredge N.* Darwin's gradualism // Syst. Zool. 1983. Vol. 32, N 4. P. 444—445.
Kohn D. Darwin's principle of divergence as internal dialogue // Darwinian heritage. Princeton; New Jersy, 1985. P. 245—258.
Kottler M. Charles Darwin's biological species concept and theory of geographic speciation: the transmutation notebooks // Ann. Sci. 1978. Vol. 35, N 3. P. 275—297.
Limoge C. La selection naturelle. Paris, 1970.
Mayr E. Introduction // Darwin Ch. On the origin of species. Cambridge, Mass., 1964. P. VII—XXVII.
Mayr E. Avifauna: turnover on islands // Science. 1965. Vol. 150, N 3703. P. 1587—1588.
Mayr E. Cladistic analysis or cladistic classification? // Zool. system. U. Evolutionsforschung. 1974. Bd 12, H. 2. S. 94—128.
Mayr E. Biological classification: toward a synthesis of opposing methodologies // Science. 1981. Vol. 214. P. 510—516.
Mayr E. The growth of biological thought: diversity, evolution and inheritance. Cambridge, Mass., 1982.
MacArthur R., *Wilson E.* Island biogeography. Princeton, 1967.
Ospovat D. The development of Darwin's theory. Cambridge, 1981.
Paley W. Natural theology. London, 1802.
Schweber S. Darwin and the political economist: divergence of character // J. Hist. Biol. 1980. Vol. 13, N 2. P. 195—290.
Secord J. Nature's Fancy: Charles Darwin and the breeding of pigeons // ISIS. 1981. Vol. 72. P. 236—250.
Simpson G. Anatomy and morphology: classification and evolution: 1859 and 1959 // Proc. Amer. Philos. Soc. 1961. Vol. 1—3, N 2. P. 286—306.
Stanley F. Macroevolution. San Francisco, 1979.
Stauffer R. Ecology in the long manuscript version of Darwin's origin of species and Linnaeus's Oeconomy of nature // Amer. Philos. Soc. 1960. Vol. 104, N 2. P. 235—241.
Sulloway F. Geographic isolation in Darwin's thinking: the vicissitudes of a crucial idea // Stud. Hist. Biol. Baltimore; London, 1979. Vol. 3. P. 23—65.
Vorzimmer P. Charles Darwin: the years of controversy. Philadelphia, 1970.

ДАРВИН И СОВРЕМЕННАЯ ТЕОРИЯ ЭВОЛЮЦИИ

Армен Тахтаджян

Когда 24 ноября 1859 г. в книжных лавках Лондона появилась книга Чарлза Дарвина «О происхождении видов», она оказалась бестселлером и была распродана в один день. Но это было не только успехом новой книги уже хорошо известного крупного ученого, но и важнейшим событием в истории биологии, новой вехой в ее развитии. Это была решающая фаза одной из величайших концептуальных революций в естествознании. Самым главным в этой революции была замена телеологической идеи эволюции, как целенаправленного процесса, идеей естественного отбора, основанного на стохастических взаимодействиях организмов между собой и с окружающей их средой. Modus operandi естественного отбора — вот основное содержание великой книги Дарвина.

Конечно, у Дарвина и Уоллеса были предшественники, которые также высказывали идею отбора. Некоторые из них были даже их современниками. Но для обоснования теории естественного отбора Дарвин в отличие от всех предшественников привлек огромное количество доступных ему фактов из самых разных областей. Он пытался создать своего рода синтетическую теорию эволюции, но для более полного синтеза Дарвину не хватало многого, и прежде всего генетики — этой сердцевины биологии. Представления об изменчивости и наследственности находились во времена Дарвина приблизительно в таком же состоянии, в каком находилась химия до развития химической атомистики и учения о валентности. Не было еще никакой теории, которая могла бы внести хотя бы некоторую ясность в накопившиеся к тому времени наблюдения, полученные при разведении животных и растений, а тем более указать пути дальнейших исследований. В неопределенных, неясных, расплывчатых представлениях об изменчивости и наследственности господствовала донаучная вера в наследование благоприобретенных признаков.

Лишь очень немногие проницательные умы, как великий Леонардо, понимали абсурдность этой догмы. Но еще при жизни Дарвина его двоюродный брат Френсис Голтон (Galton, 1872, 1876) почти полностью, а немецкий ученый Хис (His, 1874) категорически отрицали наследование приобретенных признаков. С каждым новым изданием «Происхождения видов» вера в наследование приобретенных признаков все более усиливалась и все больше ослабляла позиции теории естественного отбора. Теория эволюции Дарвина приобретала все более компромиссный характер.

Тем не менее он всю жизнь колебался. 23 ноября 1856 г., т. е. за 3 года до появления в свет «Происхождения видов», Дарвин писал своему другу, знаменитому ботанику Джозефу Хукеру, что «внешние условия (на которые столь часто ссылаются натуралисты) сами по себе значат *очень мало*». И далее он еще раз указывает: «. . .мое заключение таково, что внешние условия дают *крайне* мало, кроме того, что они вызывают случайную изменчивость». А уже 24 ноября 1862 г., т. е. через 3 года после опубликования «Происхождения видов», он пишет Хукеру: «Не знаю, почему я несколько огорчен, но моя теперешняя работа приводит меня к значительно большему допущению прямого действия физических условий. Вероятно, я жалею об этом, ибо это умаляет славу естественного отбора и потому чертовски сомнительно. Быть может, я снова изменю [взгляды], когда соберу все мои факты под одним углом зрения, но это будет весьма и весьма нелегкая работа». Дарвин в явном замешательстве. 12 декабря 1862 г. он пишет Хукеру: «Тождество растений в очень различных условиях всегда казалось мне веским доводом против того, что я называю прямым воздействием». А через 2 года в письме к Морицу Вагнеру от 13 октября 1876 г. мы читаем: «По моему мнению, величайшая ошибка, которую я допустил, заключается в том, что я придавал слишком мало значения прямому влиянию окружающей среды, т. е. пищи, климата и т. д., независимо от естественного отбора». В письме же к герцогу Аргайльскому (23 сентября 1878 г.) Дарвин пишет, что «изменяемость зависит больше от особенностей организма, чем от особенностей окружающей среды», а в первом разделе первой главы последнего издания «Происхождения видов» он выражается еще более определенно: «Природа условий имеет в произведении каждого данного изменения менее значения, чем природа самого организма; быть может, первая влияет не более существенно, чем природа той искры, которая воспламенит массу горючего материала, влияет на свойства вспыхивающего пламени». Под последней фразой подпишется любой генетик. И наконец, 19 июля 1981 г., т. е. почти за год до смерти, Дарвин писал зоологу Карлу Земперу: «Тем не менее *я должен* верить, что измененные условия дают толчок изменчивости, но что в *большинстве случаев* они действуют очень косвенным образом».

Дарвин был не очень силен в строго последовательных логических построениях, и все эти высказывания, в том числе и в самой книге, очень противоречивы. Чувствуется, что он мучительно размышлял, пытался решить головоломную для него задачу и так и не нашел выхода из логического тупика. Удивительно, что Дарвин не понял полной логической несовместимости ламарковского принципа с отказом от телеологической идеи целенаправленности эволюции. Ведь совершенно очевидно, что наследование приобретенных признаков предполагает наличие в организме изначально заложенной в нем способности не только адаптивных изменений в ответ на внешние воздействия (они вполне возможны лишь в рамках эволюционно выработанной нормы реакции), но и чудесной, ничем не объяснимой передачи их по наследству. Оно совершенно несовместимо с глубоко чуждой телеологии дарвиновской концепцией эволюции. Как это часто бывает в истории науки, лишь очень немногие при жизни Дар-

вина это поняли. Но поистине удивительно, что до конца жизни этого не поняли такие ортодоксальные дарвинисты, как Эрнст Геккель и К. А. Тимирязев. Но интересно, что Уоллес, который вообще придавал мало значения наследованию приобретенных признаков в эволюции, в 1867 г. фактически отказался от этой идеи, а в 1880-х годах был одним из первых, кто с энтузиазмом приветствовал полное отрицание Вейсманом наследования приобретенных признаков.

Из принятой Дарвином теории наследственности можно было сделать вывод, что все прошедшие через отбор новые полезные признаки при последующих скрещиваниях с основной массой неизмененных особей должны поглощаться и практически стираться в потомстве. Этот вывод был сделан физиком и инженером Флемингом Дженкином (Jenkin, 1867). Это возражение Дженкина сам Дарвин считал очень серьезным. «Знаете, я почувствовал себя очень приниженным, закончив чтение статьи», — писал он Хукеру о статье Дженкина (7 августа 1869 г.). До конца жизни Дарвин был бессилен освободиться от «кошмара Дженкина». Возражения Дженкина могли быть опровергнуты только после переоткрытия законов Менделя и доказательства корпускулярной природы наследственности и особенно после возникновения популяционной генетики, созданной Четвериковым, Фишером, Райтом, Холдейном, Фордом, Ромашовым, Дубининым, Добржанским и другими. По мнению Ф. Г. Добржанского (Dobzhansky, 1967), первым опроверг возражения Дженкина С. С. Четвериков. Но, вероятно, позиции Дарвина были бы менее уязвимыми, если бы он оценил экспериментальные работы некоторых предшественников Менделя, в том числе Найта (Knight, 1822), Сажрэ (Sageret, 1826) и особенно Нодэна (Naudin, 1865), которая, правда, появилась лишь через несколько лет после «Происхождения видов». Работы этих, как и ряда других гибридизаторов, ему были хорошо знакомы. В этих работах было доказано не только доминирование признаков, но также их сегрегация. В них уже были заложены элементы корпускулярной теории наследственности, дискретное наследование признаков. И все же Дарвин прошел мимо этих идей, не увидел в них ничего для себя полезного. На него также не произвели никакого впечатления вполне корпускулярные идеи Френсиса Голтона, высказанные, в частности, в его письме Дарвину от 19 декабря 1875 г. Удивительно, что и Уоллесу не помогли понять дискретный характер наследственности даже вновь открытые при его жизни законы Менделя.

НАСЛЕДСТВЕННАЯ ИЗМЕНЧИВОСТЬ

Существование наследственной изменчивости послужило Дарвину исходным пунктом в цепи аргументов в пользу эволюции посредством естественного отбора. Но Дарвин не знал законов изменчивости («Our ignorance of the laws of variation is profound», — пишет он в заключении главы о законах изменчивости) и еще меньше он знал о законах наследственности («The laws governing inheritance are quiet unknown», — признается он в первой же главе книги). У него не было еще представления

о дискретных единицах наследственной изменчивости, и поэтому ему было невозможно понять, почему одна и та же особенность у разных особей того же вида и у особей разных видов иногда наследуется, а иногда не наследуется, почему в детях часто воспроизводятся определенные признаки деда или бабушки или других еще более отдаленных предков и почему какая-нибудь особенность передается от одного пола обоим полам или только одному полу и чаще всего, но не исключительно, тому же полу. На эти вопросы могла бы ответить только менделевская генетика, которой тогда еще не было.

Для современной теории эволюции элементарной единицей наследственной изменчивости является генная мутация. Как известно, генные мутации возникают как в результате спонтанных ошибок в репликации генетического материала, так и под воздействием различных физических, химических и биологических мутагенных факторов внешней среды. Частота мутирования разная у разных организмов и разных генов. Она может быть разной даже у разных аллелей одного и того же гена. Несмотря на то что мутация отдельного гена — событие обычно очень редкое (исключением являются нестойкие, или мутабильные, гены), суммарная частота генных мутаций для всего генома довольно значительная, особенно у высших организмов, обладающих большим числом генов. Суммарная частота мутаций у эукариотов намного выше, чем у прокариотов, а у многоклеточных эукариотов — значительно выше, чем у одноклеточных. Мутабильность различна не только в крупных таксонах, но также в пределах рода и даже вида.

Некоторые генные мутации возникают очень редко. С другой стороны, известно много мутаций, называемых повторными, частота которых поддается измерению. Повторные мутации являются поэтому благодарным материалом для эволюции. Но повторные мутации также имеют разную частоту. Вероятность разных мутаций одного и того же гена неодинакова, и некоторые изменения в последовательности нуклеотидов могут возникать чаще, чем другие. Более того, в силу генетических или онтогенетических ограничений некоторые мутации вообще не могут возникнуть. Так, несмотря на то, что генетиками просмотрено два миллиарда дрозофил разных видов, ни разу не были найдены дрозофилы с синими или зелеными глазами. Это объясняется тем, что в онтогенезе всего семейства Drosophilidae нет биохимических предпосылок для создания соответствующих глазных пигментов (Тимофеев-Ресовский и др., 1977, с. 36). По этой же причине селекционерам до сих пор не удалось создать розу с синими или голубыми лепестками. Несмотря на эти ограничения, число мутаций у дрозофилы и у розы очень велико. Но оно не бесконечно. Как говорит Добржанский (Dobzhansky, 1970, p. 92), «мутационный репертуар гена велик, но не безграничен; он ограничен композицией гена». Имеется также определенное вероятностное ограничение мутационных замещений аминокислотных остатков на близкие к ним по свойствам (Волькенштейн, 1985), что несомненно ограничивает число вновь возникающих функционирующих генов. Но еще бóльшие чисто эпигенетические ограничения проявления генных мутаций имеются на всех уровнях он-

тогенеза. Поэтому в мутационном репертуаре, а тем более в репертуаре признаков, есть запреты. Неудивительно, что чем ближе стоят друг к другу те или иные таксоны, тем больше будет таких запретов и, наоборот, тем больше будет параллелизм в изменчивости. Уже в первом издании «Происхождения видов» Дарвин делает вывод: «Distinct species present analogous variations». Эту мысль он развивает в 1868 г. в своем монументальном исследовании «Изменения домашних животных и культурных растений». Неудивительно также, что во времена Дарвина и позднее эту «аналогичную изменчивость», или параллелизм в наследственной изменчивости, заметил также ряд других исследователей, в том числе Нодэн и Дюваль-Жув. Но это было еще чисто эмпирическое правило, которое нуждалось в теоретическом обосновании. Это можно было сделать только после переоткрытия законов Менделя и последующего развития генетики. Н. И. Вавилов (1920, 1935) был первым, кто дал генетическое объяснение параллельной изменчивости и сформулировал общий закон, который распространяется не только на виды, но и на роды и даже семейства. В отличие от Дарвина параллельную изменчивость он называл не аналогической, а гомологической, так как она обеспечивается гомологией генов, т. е. общностью их происхождения. На принцип гомологичности генов указывает и Холдейн (Haldane, 1932). Но следует иметь в виду, что параллелизма в изменчивости не было бы никакого, если бы изменчивость была абсолютно неопределенной. Гомологические ряды создаются как на основе гомологии генов, так и в результате сходства запретов их параллельных рядов.

Несмотря на то что мутационный репертуар гена ограничен его строением, разнообразие возможных его мутаций «впечатляюще велико» (Dobzhansky, 1970, p. 93). Природные популяции характеризуются очень высокой генетической изменчивостью. Генетическая изменчивость популяций зависит как от большого числа генов у каждой особи, так и от большого числа особей в каждой популяции. Но, кроме того, в результате скрещивания мутантные гены различным образом комбинируются и взаимодействуют друг с другом в процессе развития организма, что еще больше повышает генетическую изменчивость. Наряду с генными мутациями, представляющими собой элементарный материал эволюции, весьма значительна также роль структурных мутаций хромосом и изменений числа хромосом в связи с нарушением деления клеток и в результате гибридизации. В популяциях исторически накапливаются мутантные гены, причем они присутствуют большей частью в скрытом, гетерозиготном состоянии, основная же масса мутаций рецессивна. Природные популяции несут в гетерозиготном состоянии колоссальное количество самых разнообразных мутаций, главным образом вредных и нейтральных. Гетерозиготность популяций огромна.

Исследования в области генетики популяций показывают, что в природе наблюдается широчайшее распространение малозаметных, мелких мутаций. Эти исследования открыли колоссальную изменчивость популяций по малым мутациям. Совершенно естественно, что малые мутации являются наиболее благоприятным материалом для плавных, малозамет-

ных микроэволюционных процессов. В «Происхождении видов» Дарвин писал о «накоплении многочисленных, слабых, случайных изменений», которые соответствуют малым мутациям современных генетиков. Малые мутации дают возможность отбору наиболее плавно и пластично изменять генетическую структуру популяции и являются наиболее благоприятным материалом для постепенной интегрирующей работы отбора.

Мутационная изменчивость обычно вредна или безразлична (нейтральна) для организма и только редко бывает полезна для него. Но было бы неправильно считать, что только полезные мутации имеют значение как материал для отбора. Мне уже приходилось указывать (Тахтаджян, 1966, с. 9), что «есть все основания полагать, что нейтральные мутации также имеют значение в адаптивной эволюции (повышение комбинаторных возможностей). Возможно, что эволюция на основе лишь полезных мутаций не могла бы достичь слишком большого разнообразия адаптивных форм. Скорее всего, отбор „лепит" новые формы, комбинируя нейтральные и полезные мутации». Экспериментально это было впервые показано Н. В. Тимофеевым-Ресовским (Timofeef-Ressovsky, 1934).

С середины 60-х годов начинается новый этап в изучении мутационной изменчивости, связанный с глубоким внедрением методов и концепций молекулярной генетики. Возникла так называемая нейтралистская теория молекулярной эволюции или, иначе, мутационно-дрейфовая гипотеза (The neutral mutation random drift hypothesis), наиболее широко развитая японским генетиком М. Кимура (см. особенно: Kimura, 1983). Согласно этой теории, скорости аминокислотных замен в белках и нуклеотидных замен в ДНК в разных эволюционных линиях развития стохастически постоянны. Кимура объясняет это тем, что большинство таких замен селективно нейтрально или почти нейтрально. Он не отрицает роли естественного отбора в ходе адаптивной эволюции, но считает, что благоприятные изменения в ДНК возникают чрезвычайно редко и поэтому не оказывают большого влияния на скорость аминокислотных и нуклеотидных замен. Не отрицается, конечно, также, что бóльшая часть мутаций любого гена вредна, но они элиминируются в процессе естественного отбора. Нейтралистская теория утверждает, что бóльшая часть внутривидовой изменчивости на молекулярном уровне, проявляющаяся в виде полиморфизма белков и ДНК, селективно нейтральна и поддерживается благодаря равновесию между мутационным процессом и случайной элиминацией. Изменение частот аллелей из поколения в поколение происходит лишь за счет случайных ошибок выборки, т. е. в результате генетического дрейфа. Таким образом, согласно этой теории, эволюция на молекулярном уровне заключается главным образом в постепенном случайном замещении одних нейтральных аллелей другими нейтральными. При этом функционально менее важные молекулы или части молекул изменяются быстрее, чем функционально более важные. Так, скорость изменения функционально менее важных фибринопептидов в 7 раз выше, чем скорость изменения гемоглобинов.

ЕСТЕСТВЕННЫЙ ОТБОР

Идея отбора сама по себе не нова и восходит к античным авторам. В научной литературе ее высказал знаменитый французский ученый Мопертюи (Mopertuis, 1746), автор известного «принципа наименьшего действия», а позднее — французский мыслитель О. Конт. Хотя у Дарвина и Уоллеса были и другие предшественники, но только этим двум великим биологам удалось глубоко обосновать и широко развить теорию естественного отбора.

Сам термин «отбор», как это уже указывалось в литературе, нельзя признать вполне удачным. Он обозначает «процесс, который Дарвин назвал метафорически, ради краткости „естественным отбором“» (Тимирязев, 1922, с. 150). Эта метафоричность, иносказательность термина способна, однако, вести и иногда ведет к недоразумениям. Неправильно представлять себе отбор как некий самостоятельно действующий агент, как некую силу. И. И. Шмальгаузен (1983, с. 36) считал, что не нужно представлять себе естественный отбор в виде творческого «принципа». Отбор является в каждый данный момент лишь отражением складывающихся взаимоотношений между популяцией и средой.

В своей наиболее максимально обобщенной форме отбор универсален и происходит всюду, на всех уровнях организации. По мнению Герберта Спенсера с динамической точки зрения естественный отбор подразумевает изменения по линии наименьшего сопротивления, что справедливо и по отношению к любым другим формам отбора. Очень ясно это, например, из приводимого часто примера пшеничного или ячменного колоса, попавшего остями вниз в рукав одежды идущего человека. При ходьбе колос получает толчки по всевозможным направлениям, но все перемещения книзу нейтрализуются сопротивлением остей (элиминируются), в то время как кверху они происходят свободно, и поэтому колос поднимается по рукаву. Движение колоса идет по линии наименьшего сопротивления.

Элементарной и всеобщей формой отбора является дифференциальное сохранение и соответственно дифференциальное уничтожение связей, структур, систем. Такой чисто отрицательный, элиминирующий отбор (élimination — в смысле Конта) наиболее универсален. Но биологический, дарвиновско-уоллесовский отбор существенно отличается от этой элементарной его формы. Биологический отбор представляет собой частный случай отбора саморепродуцирующихся объектов, характеризующихся информационной преемственностью, будь то организмы или элементы культуры, особенно язык. В высшей степени интересно, что в XIV главе «Происхождения видов» Дарвин проводит определенную аналогию между эволюцией организмов и эволюцией языков. Очевидно, Дарвин подразумевал, что эволюция в обоих случаях шла путем отбора (об этом см.: Медников, 1976). О роли отбора в научном и художественном творчестве писали К. А. Тимирязев, А. Пуанкаре и многие другие. Наиболее широко понимал роль отбора создатель тектологии (всеобщей организационной науки) А. А. Богданов. Во всех этих случаях происходит

отбор самовоспроизводящихся, реплицирующихся систем, точнее, отбор репликаторов.[1]

Таким образом, характерной особенностью биологического отбора, как и всех других форм отбора самовоспроизводящихся объектов (репликаторов), является дифференциальное размножение, т. е. бо́льшая или меньшая возможность сохранения информационной преемственности. Благодаря возможности последовательного отбора полезных мутаций и их комбинаций дифференциальное размножение может в некоторых случаях носить созидательный, эмергентный характер. Эта «творческая» возможность биологического отбора осуществляется в той ее форме, которая называется направленным, или движущим, отбором. Направленный отбор обязан кумулятивному эффекту последовательных процессов отбора.

В настоящее время теория естественного отбора относительно хорошо разработана. Многочисленные исследования процесса отбора, особенно за последние несколько десятилетий, показали, что в природе наблюдаются очень разные по интенсивности, направлению и эволюционным результатам формы, типы или модусы отбора. Они зависят от генетической структуры популяций и многих других их особенностей, от особенностей среды, особенно от степени ее изменчивости в пространстве и во времени и от взаимоотношений между ними. Обычно различают следующие модусы отбора: направленный (directional) ведущий, или движущий, отбор, стабилизирующий отбор (иногда с двумя его разновидностями — нормализующим и канализирующим), разнообразящий, или диверсифицирующий (дизруптивный), отбор[2] и балансирующий (уравновешивающий) отбор (см. особенно: Шмальгаузен, 1939, 1946, 1968; Simpson, 1944, 1953; Mather, 1953, 1955, 1973; Waddington, 1957; Haldane, 1959; Mayr, 1963, 1970; Dobzhansky, 1970; Тимофеев-Ресовский и др., 1977; Grant, 1985).

Тремя основными модусами отбора являются стабилизирующий, направленный и разнообразящий (диверсифицирующий).

Наиболее обычным и распространенным является стабилизирующий отбор, который до некоторой степени соответствует дарвиновским представлениям о консервативной роли отбора. Теория стабилизирующего отбора была разработана главным образом в трудах И. И. Шмальгаузена (1939, 1946, 1968, 1983), которому и принадлежит сам термин. В процессе стабилизирующего отбора фиксируется тот более или менее средний фенотип, который является оптимальным для данных условий среды, и отметаются все крайние, менее оптимальные его периферические варианты.

---

[1] В своей книге «Selfish gene» Ричард Докинс (Dawkins, 1976) различает 2 типа репликаторов — гены и мемы (mem — сокращение от греческого слова mimema, что значит «подражание»). Примерами мемов он считает мелодии, идеи, ходовые выражения, моду, технологические приемы и пр. В то время как гены самовоспроизводятся посредством репликации молекул ДНК, мемы реплицируются посредством процессов, которые можно назвать имитацией.

[2] Добржанский (Dobzhansky, 1970, p. 167) прав, предпочитая термин «диверсифицирующий» (разнообразящий) широко принятому термину «дизруптивный» (разрывающий), так как, будучи далеко не «дизруптивным», диверсифицирующий отбор является конструктивным фактором в адаптивной эволюции.

Так как модальный, или «типичный», фенотип размножается в данных условиях более успешно, чем любые крайние варианты или новые мутации, то Симпсон (Simpson, 1944, 1953) и вслед за ним Холдейн (Haldane, 1959) и другие называют такой отбор центрипетальным (центростремительным).

Уоддингтон (Waddington, 1957, p. 72) различает два типа стабилизирующего отбора — нормализующий и канализирующий. Нормализующий отбор сохраняет адаптивную норму путем элиминации вредных мутаций и всяких других отклонений от модального фенотипа. Это тот тип отбора, который был известен уже Блиту. Однако стабилизирующий отбор может действовать и другим путем. Как указывает Уоддингтон, фенотипическое постоянство и единообразие популяции может быть обеспечено отбором в пользу генотипов, контролирующих высококанализированные девелопментальные системы, которые поэтому не очень чувствительны как к аномалиям в среде, так и небольшим новым генным мутациям. По его мнению, такой тип отбора может быть назван стабилизирующим отбором sensu stricto или лучше канализирующим отбором. Таким образом, нормализующий отбор, элиминирующий все отклоняющиеся от оптимальной нормы индивиды, является отрицательным отбором, в то время как канализирующий отбор является позитивным. Но, как правильно указывает Майр (Mayr, 1970, p. 176), эти два процесса представляют собой в известном смысле просто два аспекта одного процесса, поскольку канализирующий отбор в силу необходимости действует с помощью нормализующего отбора.

Направленный, по терминологии Шмальгаузена, ведущий, или движущий, отбор благоприятствует частоте одних генных аллелей или генных комбинаций и подавляет другие. Обычно он происходит при изменениях условий существования, когда прежняя норма становится менее адаптированной. Но все же, как отмечает Добржанский (Dobzhansky, 1970, p. 96), если появляются новые и благоприятные генные мутации или генные комбинации, направленный отбор может действовать без изменений среды. В обоих случаях направленный отбор приводит к однонаправленному прогрессивному изменению структуры популяции. Однако особенно наглядно проявляется действие направленного отбора при постепенном изменении климатических условий в одном направлении, например при возрастании сухости климата или при его похолодании. Искусственный отбор растений и животных также представляет собой сознательно направленный отбор. Во многих случаях направленный отбор сочетается с той или иной степенью интенсивности стабилизирующего отбора.

Разнообразящий, или диверсифицирующий, отбор действует в полиморфной популяции, населяющей территорию с более или менее различными условиями существования. Когда различия между условиями существования разных частей ареала популяции достаточно резки и постоянны, отбор действует не центрипетально, к одному оптимальному фенотипу, а центрифугально, к двум или более разным оптимумам, каждый из которых характерен для одной из этих ниш. Вполне естественно, что отбор

в сторону разных оптимумов в разных группах особей должен вести к элиминации промежуточных типов и разрушению непрерывности популяции, к ее распаду. Внутри каждой из этих групп будет действовать стабилизирующий отбор в сторону оптимума данной группы (Mather, 1973, p. 97), т. е. центрипетально. Конечно, после фрагментации популяции и ее стабилизации дальше в каждой из дочерних популяций может при соответствующих условиях действовать направленный отбор, который вновь может уступить место разнообразящему. Величайшие изменения биоты земного шара, его флоры и фауны обязаны комбинации направленного и разнообразящего отборов.

Что касается так называемого балансирующего, или уравновешивающего, отбора (Dobzhansky, 1970), то он представляет собой комплекс разных селективных процессов, поддерживающих, повышающих или регулирующих адаптивно благоприятный генетический полиморфизм, основанный на преимуществе гетерозигот. Сверхдоминирование, при котором гетерозигота имеет бо́льшую приспособленность, чем любая из гомозигот, приводит к созданию устойчивого полиморфного равновесия. Это явление очень широко распространено в природе.

Таковы основные формы естественного отбора. В разных эволюционных ситуациях они проявляются по-разному и с разными результатами. Но всегда ли «всемогущ» естественный отбор, как думал Август Вейсман, есть ли границы его действия?

Если речь идет только об элиминации всех отклоняющихся от адаптивной формы фенотипов, то одна из форм отбора, а именно отбор стабилизирующий, действует постоянно и эффективно. Порог дифференциального размножения могут перейти только фенотипы с полезными или нейтральными признаками. Если же этот порог переходят фенотипы с вредными мутациями, то это может происходить только в тех случаях, когда вредная мутация достаточно компенсируется полезными. Всё же вредное, явно не приспособленное для дальнейшего размножения отбором отметается. В этом и только в этом его всемогущество. Но эволюция не сводится только к происхождению адаптаций.

В отличие от теории эволюции Дарвина и Уоллеса, которая стремилась объяснить главным образом происхождение адаптаций, современная теория эволюции объясняет происхождение всего биологического разнообразия. С точки зрения ортодоксального дарвинизма всё разнообразие организмов, все, даже самые незначительные различия между видами имеют приспособительный характер. Предполагается, что эволюция носит строго адаптивный характер и жестко контролируется отбором. Дарвин, хотя и был, конечно, адаптационистом, но менее убежденным, чем Уоллес. В письме к Джозефу Хукеру (5 декабря 1868 г.) Дарвин писал: «Нэгели справедливо указывает, что растения обнаруживают много морфологических различий, которые, будучи бесполезными, не могут подвергаться действию отбора. . . Нэгели приводит в качестве примеров очередное и спиральное расположение листьев, а также расположение клеток в тканях. Не склонны ли Вы рассматривать как морфологические различия, не имеющие пользы для растений, трехчленные

или четырехчленные цветки, прямостоячие или висячие, с постепенной или угловой плацентацией». В следующем письме к Хукеру (16 января 1869 г.), возвращаясь к этому вопросу, Дарвин пишет, что признаки, являющиеся единообразными в пределах целых групп (как положение семяпочек, расположение лепестков в бутоне и пр.), «не имеют жизненного значения и поэтому не вырабатываются естественным отбором». Однако, как замечает Уоллес (Wallace, 1889), позднее Дарвин был склонен возвратиться к своему более раннему взгляду, что решительно все видовые признаки полезны. Это хорошо видно из его письма (30 ноября 1878 г.) к немецкому зоологу и эмбриологу К. Земперу, где он пишет: «По мере расширения наших знаний постоянно обнаруживается, что очень малые различия, рассматриваемые систематиками как не имеющие значения для организма, постоянно оказываются важными в функциональном отношении; меня особенно поражает этот факт в отношении растений, которыми ограничиваются мои наблюдения последних лет. Поэтому мне кажется несколько опрометчивым считать небольшие различия между характерными видами, например обитающими на различных островах одного архипелага,[3] не имеющими функционального значения и не зависящими каким-либо образом от естественного отбора». И то же самое в письме к Томасу Хаксли от 11 мая 1880 г.: «Когда я размышляю о бесчисленных структурах, особенно у растений, которые двадцать лет назад назвали бы просто „морфологическими“ и бесполезными и о которых теперь известно, что они имеют величайшую важность, я могу убедить себя, что *все структуры могли развиться путем естественного отбора*» (курсив мой. — *А. Т.*). Столь же определенно мнение Уоллеса (Wallace, 1889), выраженное в его книге «Дарвинизм», где он утверждает, что «не доказано, чтобы какой-нибудь „видовой“ признак, сам по себе или в комбинации с другими, отличающий вид от близких ему форм, был совершенно неприспособленным, бесполезным или излишним. Видовые признаки развились и закрепились и могут развиться и закрепиться только путем естественного отбора вследствие их полезности». Такова точка зрения ортодоксального дарвинизма.

Еще во времена Дарвина и Уоллеса многие наблюдательные натуралисты не могли удовлетвориться идеей всемогущества естественного отбора и указывали на существование «недарвиновских» (как их теперь называют) факторов эволюции. В этом отношении особый интерес представляют взгляды такого выдающегося эволюциониста, как И. И. Мечников. В блестящем «Очерке вопроса о происхождении видов» (1876)[4] он указывал на то, что морфологические признаки, характерные для систематических групп, «не могут быть всегда сведены к действию естественного отбора» (с. 140). При этом Мечников высказывает идею, которая до некоторой степени предвосхищает современные представления о «генетическом дрейфе». Он пишет: «Нередко самые маленькие океанические

[3] Здесь Дарвин имеет в виду ранние работы Гулика (Gulick, 1872, 1873) об изменчивости раковин слизняков.

[4] См.: И. И. Мечников. О дарвинизме. М.; Л., 1943.

острова, отдельные скалы, выдающиеся из моря, содержат особые, или исключительно им свойственные виды улиток. . .[5] Легко допустить, что такие виды произошли от одного общего родоначальника, но нет возможности, на основании существующих данных, приписать их образование действию естественного подбора» (с. 149). Подобный же результат получается, по его мнению, и при изучении видовых особенностей насекомых. Наконец, таково же, по его мнению, происхождение расовых особенностей человека, что отчасти согласуется с выводами современной физической антропологии. «Все факты, взятые вместе, убеждают не только в существовании, но и в обширности распространения таких особенностей, которые образовались независимо от естественного подбора», — пишет Мечников (с. 194). В отличие от Дарвина, который думал, что подобные случаи скорее исключения из общего правила, Мечников считал, что «в действительности они составляют явление весьма распространенное и крупное».

Через много лет аналогичные взгляды о неадаптивной эволюции высказал зоолог Шелл (Shull, 1936) в своей книге «Evolution». Он также говорит о том, что представление о приспособленности животных и растений сильно преувеличено. Шелл считает, что адаптивными являются признаки некоторых крупных групп, как например рыбы, птицы, рукокрылые, ластоногие, киты, сирены, но уже другие классы позвоночных не обнаруживают столь явной адаптивности признаков группы, а среди беспозвоночных адаптивности не обнаруживают даже типы. В своих утверждениях Шелл, однако, заходит слишком далеко, особенно когда он отрицает приспособительный характер типов беспозвоночных. Тем не менее реакция против суперадаптационизма дарвинистов вполне понятна.

Во времена Дарвина еще не было генетики, и поэтому соотношения адаптивной и неадаптивной эволюции не могли быть решены строго научными методами. Это стало возможным лишь после зарождения генетики, особенно генетики популяций. Однако даже с возникновением генетики идея панселекционизма, особенно благодаря книге Фишера «Генетическая теория естественного отбора» (Fisher, 1930), имела широкое распространение. Но по мере того, как становилась все более ясным роль случайных генетических процессов в эволюции, все явственнее раздавались голоса против панселекционизма и суперадаптационизма. Особенно убедительно эти возражения сформулированы одним из наиболее выдающихся эволюционных биологов XX в. С. С. Четвериковым.

Основываясь на своих исследованиях по эволюционной генетике, Четвериков пришел к выводу, что приспособленность не является ключом к пониманию всех проблем эволюции. Он считал важным различать адаптивные и неадаптивные процессы эволюции. По его мнению, виды

---

[5] Пример с улитками говорит о том. что Мечников был знаком с ранними публикациями Гулика (Gulick, 1872, 1873), который пришел к сходным выводам. Интересно, что взгляды Гулика были подвергнуты критике с позиций правоверного дарвинизма самим Уоллесом (Wallace, 1889), а затем и Фишером (Fisher, 1922).

часто различаются биологически нейтральными признаками «и стараться подыскивать им всем адаптивное значение является столь же малопроизводительной, как и неблагодарной работой, где подчас не знаешь, чему больше удивляться — бесконечному ли остроумию самих авторов или их вере в неограниченную наивность читателей». Он считал, что распадение первоначальной формы на две имеет неадаптивный характер, в ее основе лежит изоляция. Впоследствии может установиться новый видовой признак адаптивного характера, который является следствием межвидовой дифференциации (цит. по предисловию В. Бабкова к сборнику работ С. С. Четверикова «Проблемы общей биологии и генетики». Новосибирск. 1983, с. 21—22).

В связи с вопросом о неадаптивной эволюции я позволю себе привести следующее место из письма С. С. Четверикова ко мне, датированное 2 марта 1956 г. Он пишет: «Пожалуй, самая большая ошибка Дарвина, которую я знаю, это заглавие его книги: „О происхождении *видов* путем естественного отбора". Ведь замечательная работа Дарвина фактически трактует не о происхождении видовых признаков и отличий, а о *целесообразных приспособлениях* организмов к окружающим их условиям существования, но ведь это вещи совершенно не равнозначные. Неужели до сих пор будем толковать все мельчайшие и трудно доступные *видовые* отличия в форме листьев, размерах лепестков, их окраске и проч. и проч. как приспособительные к каким-то неведомым нам требованиям окружающей среды? Неужели, например, в роде Viola всё бесконечное разнообразие их видовых отличий может быть объяснено с позиций *целесообразности* этих отличий? Я знаю, что есть лазейка, за которую можно спрятаться, — это соотносительная изменчивость; но Вы хорошо знаете, что в 9999 случаях из 10 000 это только „слова, слова, слова". Кто и когда мог доказать, что каждое такое видовое отличие неразрывно связано с каким-то приспособительным процессом? Раз это доказать нельзя, то и все эти разговоры о соотносительной изменчивости являются пустыми словами. Нет, Армен Леонович, эволюционный процесс не един, а многообразен и наряду с адаптивным эволюционным процессом, приводящим в большинстве случаев к широкому нивелирующему процессу, где все организмы, подчиненные отбору, в конечном счете приобретают полезный признак, — повторяю, наряду с этим адаптивным процессом существует и неадаптивная эволюция, тоже строго статистического характера и ведущая к внутривидовой дифференциации и многообразию живых форм и их видовых признаков, не имеющих селекционного значения. Тут должны сыграть большую роль так называемые генетико-автоматические (Дубинин, Ромашов) или лучше генетико-стохастические процессы, как я их называю. И это, конечно, далеко не всё. Несомненно, известную роль в процессе видообразования играют и такие генетические явления, как отдаленная гибридизация (вспомните амфидиплоидные растения), и чисто цитологические процессы, как внутривидовая полиплоидия, и, конечно, еще ряд эволюционных явлений, очень далеких от отбора, но приводящих на чисто статистической основе к существующему великому разнообразию животных и растительных форм».

ГЕНЕТИКО-СТОХАСТИЧЕСКИЕ ПРОЦЕССЫ В ЭВОЛЮЦИИ

Идея генетического дрейфа намечается уже в учебнике зоологии Брукса (Brooks, 1899) и особенно в работе Хагедорнов (Hagedoorn A. L., Hagedoorn A. C., 1921), где высказывается мысль, что случайное сохранение генов может играть бóльшую роль в судьбе популяции, чем избирательное сохранение в результате естественного отбора. Теория генетико-стохастических процессов развивалась независимо в работах Фишера (Fisher, 1930), Д. Д. Ромашова (1931), Н. П. Дубинина (1931), Н. П. Дубинина, Д. Д. Ромашова (1932) и особенно Райта (Wright, 1921, 1931, 1932), Добржанского и Павловского (Dobzhansky, Pavlovsky, 1957) и Малеко (Malécot, 1948, 1959). Это теория случайного генетического дрейфа (дрейфа генов), или, как ее предпочитают называть Дубинин и Ромашов, теория генетико-автоматических процессов.

Генетико-стохастические процессы связаны с постоянно наблюдающимися в природе сезонными и вековыми колебаниями численности популяций («волны жизни» С. С. Четверикова), миграциями и существованием изолированных малых популяций. В природе встречается бесчисленное множество малых популяций. Особенно характерны такие популяции для периферии ареалов, для высокогорий с сильно пересеченным рельефом, изолированных горных массивов и ущелий, небольших водоемов, океанических островов, а также выходов известняков, меловых обнажений и пр. Но даже и большие популяции могут неоднократно уменьшаться и вновь увеличиваться в размерах, и, кроме того, от них в результате миграции могут отпочковываться малые, часто ничтожно малые популяции.

В очень интересной статье Д. Д. Ромашова (1931) отчетливо сформулировано представление о неадаптивных популяционно-генетических процессах, причину которых он видит в «ошибках выборки», очень усиливаемых четвериковскими «волнами жизни». По мнению Ромашова (1931, с. 445), особенно интересен тот случай, когда в период наибольшей депрессии в популяции возникает какая-нибудь очень редкая новая мутация и когда эта мутация через минимум численности популяций размножится при увеличении ее численности и окажется одной из самых обычных. Как отмечает В. В. Бабков (1985, с. 116), здесь уже сформулировано явление, в настоящее время часто называемое «эффектом горлышка бутылки» (bottle-neck effect). Очень многие популяции, численность которых под влиянием неблагоприятных условий резко сокращается, оказывается на грани полного исчезновения. Если в дальнейшем таким популяциям удается все же пройти через «бутылочное горлышко» и восстановить свою численность, то вследствие дрейфа генов частота аллелей значительно изменяется. Хорошо известно, что «эффект бутылочного горлышка» имел большое значение в эволюции популяций человека. Бабков несомненно прав, что в указанной выше работе Ромашова (так же как в работе А. С. Серебровского по генетике сельскохозяйственных животных, 1928 г.) фактически содержится также принцип, сформулированный впоследствии Майром (Mayr, 1942, 1963) под названием «принципа основателя» (founder

principle). Принцип основателя (или, точнее, родоначальника) проявляется в тех случаях, когда новую популяцию основывает несколько родоначальников, а в исключительных случаях даже единственная оплодотворенная самка, единственное семя обоеполого самоопыляющегося растения или единственная спора равноспорового папоротника. По существу генетический эффект здесь будет тот же, что и в случае резкого и быстрого уменьшения размеров популяции. В обоих случаях вся последующая эволюция начнется с того, что досталось на долю новой колонии особей или что осталось в резко уменьшившейся популяции. А так как на долю каждой новой колонии приходится разный запас мутантных генов, то и их дальнейшая судьба неизбежно идет в разных направлениях. По Добржанскому (Dobzhansky, 1970, p. 249), принцип основателя может рассматриваться как специальный случай райтовского случайного дрейфа. Айала (Ayala, 1982) также считает, что процесс возникновения новой популяции, состоящей всего из нескольких особей, представляет собой предельный случай дрейфа генов.

В каждой природной популяции, большой или малой, действует как та или иная форма отбора, так и те или иные генетико-стохастические процессы. Но если в больших популяциях эффективность отбора очень высокая, а роль генетического дрейфа крайне незначительная, то в изолированных малых популяциях эмергентный отбор очень неэффективен или даже отсутствует, а стохастические колебания в концентрации аллелей господствуют. В больших популяциях свободное скрещивание позволяет осуществить много новых комбинаций генов, но, как правило, не дает возможности их закрепить. В малых популяциях родственное скрещивание ограничивает возможности комбинаторики, но зато комбинации могут быстро закрепиться. В первом случае эволюция вполне адаптивна и, как правило, медленна, во втором она имеет обычно неадаптивный характер и может протекать максимально быстро.

Все разнообразные формы проявления генетического дрейфа подтверждают существование неадаптивных эволюционных процессов. Более того, Райт (Wright, 1932, p. 364) считает, что основной эволюционный механизм в происхождении видов является по существу неадаптивным. Но это крайняя точка зрения. Соотношения адаптивных и неадаптивных процессов наиболее правильно освещает Четвериков в приведенном выше отрывке из его письма.

Без генетико-стохастических процессов органический мир был бы не столь потрясающе разнообразен: он бы состоял только из строго адаптивных типов. Огромное разнообразие живых существ и структур могло возникнуть только при участии генетико-стохастических процессов. Во многих случаях эти процессы несомненно давали новое направление эволюции, создавали неожиданные и без их участия маловероятные или даже невозможные структурные новообразования, тем самым очень часто резко меняя весь ход дальнейшего развития.

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ

Дарвин и Уоллес считали, что эволюция происходила постепенно, без перерывов и скачков, посредством накопления мелких малозаметных изменений. Они, как и Ламарк, были градуалистами. Но уже один из ближайших соратников, Томас Хаксли писал Дарвину в 1859 г.: «Вы обременили себя ненужной трудностью, приняв Natura non facit saltus столь безоговорочно». Эту же мысль он повторяет в своей рецензии на «Происхождение видов», опубликованной в апреле 1860 г. «Природа время от времени делает скачки, — пишет он, — и признание этого факта имеет немалое значение». То же самое он еще раз повторяет в 1894 г. в письме к известному английскому генетику Бейтсону. Против градуализма Дарвина возражал также И. И. Мечников (1876) в своей замечательной во многих отношениях статье «Очерк вопроса о происхождении видов». По мнению Мечникова, в отрицании значения внезапных вариаций в происхождении видов Дарвин впадает «в весьма чувствительное противоречие» с собственными выводами. «Но, независимо от противоречия с собственными выводами, отрицательное отношение Дарвина в вопросе о внезапном происхождении видов не выдерживает еще критики в силу им же самим собранных фактов». По мнению Мечникова, «внезапно появившиеся отличия имеют сами по себе гораздо более шансов удержаться против стушевывающего действия скрещивания, нежели мелкие индивидуальные уклонения». В этой последней фразе можно видеть недвусмысленное возражение Дженкину, доставившему Дарвину так много неприятностей.

Томас Хаксли и И. И. Мечников не были одиноки в критике дарвиновского градуализма. Ряд других современников, в том числе и сторонников Дарвина, выступали с сальтационистскими взглядами: Кёлликер (Köllicker, 1864), Нодэн (Naudin, 1866), Майварт (Mivart, 1871), палеонтологи Зюсс (Suess, 1867), Хеер (Heer, 1868), тератологи Мастерс (Masters, 1869) и Дарес (Darest, 1877) и др. Мастерс считал, что уродства могут стать исходными для новых форм, в том числе для новых видов, а Дарес (цит. по: Татаринов, 1987) считал, что среди уродов обнаруживаются особи, которые становятся предками новых групп организмов. Аналогичные взгляды высказываются и в наши дни. Так, по мнению Л. П. Татаринова (1987, с. 126), «тератологические факты вообще дают много косвенных доказательств в пользу принципиальной возможности морфологических сальтаций». Он считает, что уродства демонстрируют возможность сальтационного и координированного изменения целых систем органов.

В XX в. в связи с возникновением мутационной теории проблема соотношения прерывистости и непрерывности в эволюции приобретает особую остроту. Бейтсон (Bateson, 1894, 1909, 1913) был одним из первых генетиков, выступавших против градуализма. Он не отрицал, как некоторые думают, роли естественного отбора, но считал, что отбор может быть эффективен только в отношении резких, скачкообразных изменений ('For the smaller the steps, the less could Natural Selection act upon them' —

Bateson, 1909, p. 100). Голтон также склонен к сальтационизму и в своей рецензии на книгу Бейтсона высказался в пользу прерывистости в эволюции. Томас Хаксли, обративший внимание на эту рецензию, писал 20 февраля 1894 г. Голтону: «Вижу, что вы склонны отстаивать возможность значительных „скачков" со стороны сиятельной госпожи Природы в ее вариациях. Я всегда придерживался такого же взгляда к большому неудовольствию Ч. Дарвина, и мы часто спорили об этом» (цит. по: Гайсинович, 1988, с. 208). Другим апостолом сальтационизма был нидерландский ботаник и генетик Гуго де Фриз (de Vries, 1903, 1905, 1909), создавший в начале века мутационную теорию и введший в обиход термин «мутация» в новом его понимании. Как и Бейтсон, он не отрицал роли естественного отбора и не противопоставлял мутационную теорию дарвинизму. Так, в его статье, посвященной столетию со дня рождения Дарвина, мы читаем: 'Some authors have tried to show that the theory of mutations is opposed to Darwin's views. But this is erroneous. On the contrary, it is in fullest harmony with the great principle laid down by Darwin' (de Vries, 1909, p. 73). На мутационную теорию де Фриза горячо откликнулся Т. Морган (Morgan, 1903). Хотя сам Морган позднее довольно заметно отошел от дефризовского сальтационизма, его ученик Герман Мёллер (H. J. Muller) в 1935 г. в вступительной статье к русскому переводу книги Холдейна «The causes of evolution» высказывается в пользу сальтационизма и неравномерности эволюции. Это место настолько интересно, что я его приведу целиком: «Другое, наивное заблуждение заключается в предположении, что эволюция протекает равномерно. Все когда-либо происходившие усовершенствования, точно так же как и дегенеративные и прочие изменения, произошли в большинстве своем скачками с громадными периодами сравнительного застоя, следовавшими за ними. . . Следовательно, мы можем сказать, что революция является существенной и нормальной частью эволюции, так как, с точки зрения эволюционного времени, большинство существенных изменений в развитии любой данной группы было сконцентрировано на небольших, очень коротких периодах. . . Этого также нужно было ожидать, так как если благодаря счастливому стечению обстоятельств организм получил возможность использовать какие-либо радикальные органические нововведения и, так сказать, вступал на новый жизненный путь, как при приобретении птицами перьев, а тем самым, вероятно, и возможности образования крыльев, — этим открывался путь для быстрой последующей эволюции». В качестве «эволюционных вспышек», как он называет эти «революции в эволюции», Мёллер указывает «быстрое развитие и распадение на множество форм наземных растений в девоне, динозавров в триасе и плацентарных млекопитающих в раннем эоцене». Таким образом, Мёллер, один из наиболее выдающихся генетиков первой половины нашего столетия, выступает как законченный сальтационист. Особое внимание обращает его тезис о чередовании скачков с громадными периодами сравнительного застоя, что предвосхищает современный «пунктуализм», также утверждающий чередование коротких эпизодов быстрых скачкообразных изменений и длительных периодов «стазиса».

Большое влияние на современных сальтационистов оказал Рихард Гольдшмидт (Goldschmidt, 1917, 1933, 1940, 1952a, 1952b), по мнению которого микроэволюционные процессы ограничиваются только рамками вида, а все таксоны рангом выше вида происходят в результате макроэволюции. По его мнению, значительную роль в макроэволюции играют мутантные уродства, «многообещающие монстры» (hopeful monsters). В настоящее время лишь очень немногие принимают этот крайний эволюционный дуализм. Однако все больше эволюционистов склоняются к признанию того факта, что наряду с обычными, наиболее распространенными в природе процессами микроэволюции, т. е. изменения частот гомологичных генов, участков хромосом, целых хромосом или хромосомных наборов в локальных популяциях, время от времени происходят также значительно более быстрые и иногда даже более или менее скачкообразные макроэволюционные процессы, своего рода генетические революции, или «революции в эволюции», по выражению Мёллера.

«Революция в эволюции» особенно наглядно иллюстрируется данными палеонтологической летописи. Неудивительно поэтому, что сальтационные взгляды особенно популярны среди палеонтологов, в том числе среди палеонтологов XX в. (Соболев, 1924; Schindewolf, 1936, 1950; Руженцев, 1960; Eldredge, Gould, 1972; Ивановский, 1976; Stanley, 1979, 1981, 1982; Gould, 1982; Красилов, 1986; Татаринов, 1987, 1988). Однако палеонтологические версии сальтационизма очень разные. В то время как Шиндевольф и особенно Ивановский стоят на позициях крайнего сальтационизма, другие палеонтологи придерживаются более умеренных форм сальтационизма. Так, Татаринов является сторонником «смягченного сальтационизма» и относится крайне скептически к идеям прямолинейных сальтационистов.

Современные представления о макроэволюции основаны на синтезе данных палеонтологии, эволюционной морфологии и эволюционной генетики. Данные генетики начинают приобретать решающее значение.

Одним из значительных достижений эволюционной генетики является установление того факта, что в процессе эволюции изменялись и сами генетические механизмы. У прокариотов с их примитивными еще генетическими структурами морфологическая эволюция шла в основном кладогенетически, путем идиоадаптаций, без крупных анагенетических скачков. Анагенезы, иногда очень крупные, как происхождение аэробного дыхания и происхождение фотосинтеза, ограничивались в основном физиологической эволюцией, приведшей к огромному разнообразию типов метаболизма. Существенно новые эволюционные возможности появляются у эукариотов. Они основаны на возникновении ядра и механизма ядерного деления, увеличении количества ДНК в ядре путем дупликации генов и на возникновении сложных генетических регуляторных механизмов.

Происхождение эукариотов представляет собой одну из величайших революций в эволюции органического мира. В то же время это — одно из наиболее загадочных макроэволюционных событий. Наиболее правдоподобным объяснением является теория симбиотического происхождения

эукариотов, или теория «симбиогенеза», как ее назвал К. С. Мережковский (1909).

Теория симбиотического происхождения клеточных органелл эукариотов, в первоначальной форме сформулированная известным немецким ботаником А. Шимпером (Schimper, 1883), а затем К. С. Мережковским (1909), А. С. Фаминцыным (1912), Портье (Portier, 1918), Б. М. Козо-Полянским (1924), Уоллином (Wallin, 1927) и др., в настоящее время приобрела много сторонников (см. особенно: Margulis, 1981). Согласно этой теории, эукариотическая клетка представляет собой «суперклетку», своего рода симбиотический организм. В процессе эволюции произошла как бы «сборка» уже готовых деталей. Это — наиболее драматическое макроэволюционное событие крупного масштаба в истории жизни на земле. Аэробные прокариоты, проникшие в амёбоподобные фаготрофные анаэробные клетки и нашедшие там убежище, превратились в митохондрии. В результате метаболические функции симбиотической клетки значительно интенсифицировались, что, вероятно, и создало предпосылки для возникновения настоящего ядра. Однако окончательное формирование ядра с генетическим материалом, упакованным в хромосомы, было, вероятнее всего, связано с приобретением нового эндосимбионта — спирохетоподобной бактерии (Козо-Полянский, 1924; Margulis, 1981). Благодаря этому стало возможным также возникновение мейоза, который, вероятно, произошел путем последовательной серии скачкообразных изменений. Следующим большим эволюционным скачком было происхождение растений в результате появления нового эндосимбионта — цианобактерий, ставших пластидами (Schimper, 1883; Мережковский, 1909; Фаминцын, 1912, и мн. др.). Все дальнейшие макроэволюционные преобразования эукариотов были основаны на чисто генетических механизмах — генных и хромосомных мутациях, регулируемых и направляемых отбором, в сочетании с генетико-стохастическими процессами.

По современным представлениям, все функционирующие гены подразделяются на два основных типа — структурные и регуляторные. В отличие от структурных генов, определяющих последовательность аминокислот в белке, регуляторные гены лишь модифицируют или регулируют активность других генов. Есть основания считать, что эволюция всего организма определяется в основном изменениями не структурных генов, а регуляторных, этими, как их остроумно назвали, «серыми кардиналами» генетики. Многие регуляторные гены действуют в качестве генов-переключателей, т. е. они могут переключать организм или любую его часть с одного пути развития на другой и таким образом радикально изменять весь ход онтогенеза. Поэтому роль регуляторных генов в процессах макроэволюции должна быть исключительно велика. Эта роль регуляторных генов в настоящее время признается многими эволюционными биологами. Так, по мнению Рэффа и Кофмена (Raff, Kaufman, 1983), наличие небольшого числа «генов-переключателей» создает возможность для быстрых и резких эволюционных изменений, и возникновение новых групп организмов, по-видимому, связано с такими макроэволюционными событиями: «маленьким ключом можно отпереть большую дверь».

Несколько десятилетий назад, когда классическая генетика была сосредоточена главным образом на изучении мутаций менделирующих генов и поведении мутантов после скрещивания и когда регуляторные генетические механизмы не были еще достаточно известны, любые сальтационистские концепции, особенно гольдшмидтовская идея «многообещающих монстров», подвергались резкой критике и нередко открыто высмеивались. Но позднее, когда генетика вступила в новую фазу развития, ситуация стала меняться и некоторые из наименее ортодоксальных представителей синтетической теории эволюции начали в той или иной форме признавать роль макромутаций в эволюции, в частности взгляды Гольдшмидта. Одну из главных трудностей в принятии идеи Гольдшмидта многие ученые видят в том, что поскольку макромутация должна появиться сначала в гетерозиготном состоянии, то макромутант должен быть стерильным.

Как теперь можно считать уже установленным, радикальные наследственные изменения всего организма или отдельных его частей (органов или систем органов) могут быть вызваны только мутациями регуляторных генов. При этом важно, что даже очень небольшие изменения регуляторных «генов-переключателей» могут быть фактором значительных, а иногда даже очень крупных скачкообразных изменений. Конечно, подавляющее большинство макромутаций бывают вредными или даже летальными. Однако корректирующие и буферные эпигенетические механизмы могут свести к минимуму отрицательный эффект многих вредных мутаций. Благодаря этому вредные особенности мутантных «монстров» могут в некоторых, пусть даже очень редких случаях более или менее нейтрализоваться. Это произойдет значительно легче, если перспективный мутант окажется в благоприятных условиях существования, где некоторые его вредные качества могут оказаться нейтральными или даже полезными.

Перспективная макромутация, вероятно, лишь очень редко представляет собой одноактный процесс. Скорее всего, скачкообразный макроэволюционный процесс являет собой обычно серию быстро следующих друг за другом мутаций регуляторных генов. Вероятно, именно таким путем произошел мейоз, а не в результате одного революционного скачка, как предполагал Дарлингтон (Darlington, 1958, p. 214).[6] Пусковым механизмом каскада мутаций регуляторных генов могут быть изменения действия каких-либо генов-переключателей, вызывающие дестабилизацию генотипа. В результате создаются благоприятные условия для повышения размаха изменчивости и возникновения целой серии следующих друг за другом мутаций. Есть основания предполагать, что в этой серии последовательных мутаций регуляторных генов может быть известная направленность: первые мутации во многом ориентируют направление дальнейших мутаций. Именно таким путем могли возникнуть многие сложные структуры, как глаз или крыло насекомого, птицы или летучей мыши. Этому должны способствовать транспозиции мобильных диспергированных генетических элементов (МДГ-элементов), которые могут резко усилить темпы спонтанного мутагенеза (Хесин, 1984).

[6] 'It demands not merely a sudden change but a revolution', — писал он.

Более того, в условиях жесткого отбора могут формироваться системы адаптивных транспозиций МДГ-элементов (Гвоздев, Кайданов, 1986; Кайданов, 1988). Механизм этого явления связан с тем, что мобильные генетические элементы способны выступать в качестве «подвижных промоторов-регуляторов» (Хесин, 1984). В их составе обнаружены так называемые энхансероподобные последовательности, влияющие на экспрессию структурных генов. При направленном перемещении в «горячие точки» генома, которые выступают как носители транспозиционной памяти (Мизрохи и др., 1985), МДГ-элементы способны усиливать работу соседних структурных генов. В результате адаптивная ценность особей существенно возрастает и тем самым расширяются возможности для действия отбора.

Перспективным макромутантам относительно гораздо легче выжить в условиях минимального соревнования с другими организмами, а тем более при отсутствии всякого соревнования. По мнению ван Стееннса (van Steenis, 1969, p. 103), таким «мягким», по его выражению, биотопом является тропический дождевой лес, который отличается наиболее благоприятными условиями для выживания и дальнейшего развития многих таких «монстров». Не менее благоприятны эти условия на океанических островах. «Некоторые мутации, которые были бы летальными или неблагоприятными в континентальных условиях, имеют более нейтральный характер в менее конкурентной среде океанического острова», — пишет Карлквист (Carlquist, 1974, p. 33). Конечно, по мере того, как океанический остров заселяется и становится экологически насыщенным, он постепенно теряет свои черты вполне открытого, неконкурентного местообитания. Благоприятными биотопами для мутантных «монстров» являются также многие открытые местообитания, образовавшиеся в результате различных тектонических и геоморфологических процессов, таких как горообразование, вертикальные и горизонтальные движения суши, эрозия, оползни, образование дюн и пр., а также, конечно, резкие климатические и экологические изменения, приводящие к возникновению свободных ниш.

Основными формами резких, скачкообразных новообразований являются разные типы онтогенетических гетерохроний, вызванных изменениями в генетической регуляторной системе. Многие макроэволюционные изменения основаны на неравномерном (дифференциальном) росте, или аллометрии, что выражается в различного рода отклонениях развития целого организма или отдельного его органа от прежнего хода развития. Одним из важнейших типов онтогенетической гетерохронии является неотения (педоморфоз, ювенилизм), т. е. завершение онтогенеза на более ранней его стадии и превращение этой ранней стадии во взрослую, дефинитивную, способную к половому размножению. Этот переход ранней стадии во взрослую (ювенилизация) может охватить как целый организм, так и отдельные его органы (парциальная неотения). Как бы ни были малы мутации, вызывающие неотению, фенотипический эффект их достаточно велик, чтобы выразиться во внезапных и более или менее радикальных изменениях взрослых структур. Поэтому макроэволюционная роль неоте-

нии очень велика. Неотеническая ювенилизация значительно увеличивает возможность выбраться из слепых тупиков специализации и вновь приобрести эволюционную пластичность. Неотенические формы могут поэтому вступить на новые эволюционные пути. Эту эволюционную пластичность неотенических организмов Н. К. Кольцов (1936, с. 520) объясняет тем, что резкая неотения ведет за собой сначала сильное упрощение фенотипа, в то время как генотип сохраняет свою сложность. Эволюционное значение неотении обязано, таким образом, деспециализации фенотипа при сохранении первоначального богатого запаса регуляторных генов. Такая комбинация создает максимально благоприятную возможность для крупных эволюционных преобразований и возникновения новых путей развития и новых крупных групп организмов.

В зоологической литературе приводится много примеров эволюционного значения неотенических преобразований (см.: Сушкин, 1915; Garstang, 1922, 1928; Кольцов, 1936; Schindewolf, 1936; Huxley, 1942, 1954; Hardy, 1954; Berrill, 1955; Remane, 1956; de Beer, 1958; Rensch, 1959; Hadži, 1963; Ohno, 1970; Raff, Kaufman, 1983). Немало работ посвящено также неотеническому происхождению человека (Kollman, 1905; Bolk, 1926; Keith, 1949; Montagu, 1955; Lorenz, 1971; Gould, 1977). Однако в ботанике эволюционному значению неотении долгое время не придавалось большого значения. Как правило, ботаники объясняли неотенией происхождение лишь отдельных видов и родов (литературу см.: Васильченко, 1965) и очень редко семейств. Хотя некоторые ботаники признавали роль неотении в морфологической эволюции растений (например, Arber, 1937, 1950; Козо-Полянский, 1937; Zimmermann, 1959; Asama, 1960; Davis, Heywood, 1963), макроэволюционное ее значение недооценивалось. В ряде работ, начиная с 1943 г., я пытался показать значение неотении в происхождении как некоторых основных органов высших растений (в частности, мужского и женского гаметофитов цветковых), так и в происхождении многих высших таксонов растений, в том числе цветковых (покрытосеменных) (см.: Тахтаджян, 1943, 1959, 1964, 1976, 1983).

Исключительно велика макроэволюционная роль резких изменений начальных (примордиальных) стадий развития организма или отдельных его частей, названных А. Н. Северцовым (1931, 1939, 1949) архаллаксисами. Архаллаксис характеризуется резким, внезапным изменением всего хода развития, начиная с самой ранней его фазы. В структурной эволюции как животных, так и растений много таких изменений, которые не могли возникнуть никаким иным путем, кроме архаллаксиса. Так, только путем резкого изменения числа зачатков может измениться число любых симметрично расположенных структур, например число листьев в мутовке или число чашелистиков, лепестков, тычинок и плодолистиков в цветках с циклическим расположением гомологичных органов. Число этих органов зависит от числа зачатков (примордиев). Так, четырехчленный цветок мог произойти от пятичленного (а в некоторых случаях от трехчленного) только путем резкого, внезапного изменения числа инициальных зачатков, т. е. путем архаллаксиса. Одним из ярких примеров

архаллаксиса является происхождение трехбороздных и вообще зонокольпатных пыльцевых зерен из более примитивного однобороздного типа. Не только неизвестно ни одной промежуточной формы между этими двумя совершенно разными типами апертур, но такие промежуточные формы просто немыслимы. Поэтому происхождение зонокольпатных пыльцевых зерен можно объяснить только архаллаксисом. Яркие примеры значения архаллаксиса в морфологической эволюции животных читатель найдет в «Морфологических закономерностях эволюции» А. Н. Северцова (1939, 1949).

Любой из указанных выше модусов может привести к возникновению резко выраженной аберрантной формы. Но новый перспективный макромутант не даст начала новому таксону, если он не будет поддержан и обработан естественным отбором. Мутационный процесс доставляет лишь сырой материал эволюции, материал для направленного отбора. Даже самые «многообещающие» макромутанты должны под действием отбора подвергнуться дальнейшей моделировке и шлифовке.

Однако для выживания и дальнейшего развития макромутантов нужна такая ниша, где состязание с нормальными особями вида отсутствует или по крайней мере сведено к минимуму. Такие условия могут быть скорее всего на периферии ареала, а тем более вдали от него. В этих условиях макромутанты, если они действительно «многообещающие», имеют некоторые шансы стать родоначальниками («основателями») новой изолированной популяции. Но так как возникновение «многообещающих монстров» — явление чрезвычайно редкое и эти монстры могут быть представлены только единичными особями, то основателем популяции в данном случае может быть только единичная особь. Если это высшее животное, то это должна быть уже оплодотворенная самка, а если это диаспора высшего растения, то это должна быть диаспора обоеполого растения. Как ни редки жизнеспособные и действительно перспективные макромутанты и как ни ничтожна вероятность их успешного размножения, но при длительности геологического времени даже очень редких случаев успеха таких макромутантов достаточно, чтобы объяснить вероятность многих скачкообразных событий макроэволюционного характера. Скорее всего именно таким путем возникли эукариоты — от прокариотов, высшие растения — от зеленых водорослей, семенные растения — от примитивных разноспоровых папоротников, цветковые растения — от архаичных голосеменных, однодольные — от наиболее архаичных двудольных, некоторые порядки и семейства цветковых растений, а также многие роды. Более того, многие виды, изолированные в пределах рода, возникли скачкообразно, в результате мутации с резко выраженным фенотипическим эффектом (van Steenis, 1969, p. 117). Таким же путем возникли многие монотипные роды (Тахтаджян, 1983).

Процессы микроэволюции, основанные на накоплении мелких мутаций, представляют собой основную и наиболее распространенную форму эволюции, на фоне которой время от времени происходят резкие макроэволюционные скачки. Это достаточно редкое событие, так как подавляющее большинство макромутантов постигает неудача и лишь ничтожное

меньшинство их способно пройти через узкое «бутылочное горлышко» отбора и дать начало новой жизнеспособной популяции.

Макроэволюция, вероятно, гораздо более характерна для модульных организмов, каковыми являются многоклеточные растения и многие многоклеточные беспозвоночные, чем для целостных высокоинтегрированных организмов, каковы часть беспозвоночных и все позвоночные. У менее интегрированных модульных организмов мутации с резко выраженным фенотипическим эффектом менее летальны и легче корректируются в онтогенезе.

ПУТИ И ФОРМЫ ЭВОЛЮЦИИ

В своем зачаточном и не вполне ясно сформулированном виде идея о разных путях и направлениях эволюции содержится уже в «Происхождении видов» Дарвина, а также в некоторых его письмах. В отличие от Ламарка и его последователей Дарвин не считал, что повышение организации является единственным направлением эволюции, и даже соглашался с Ч. Лайеллем (в письме от 18 февраля 1860 г.), что «прогресс лишь случаен, а регресс нередок». Он признает также, что естественный отбор может сохранить ту же степень организации, а в некоторых случаях может понижать или упрощать организацию. Но эти идеи не нашли у Дарвина дальнейшего развития. Однако уже в работах некоторых современников Дарвина (в частности, И. И. Мечникова) и особенно в XX в. (в трудах А. Н. Северцова, И. И. Шмальгаузена, Джулиана Хаксли, Бернгарда Ренша и др.) вопросу о путях и модусах эволюции уделяется специальное внимание.

Эволюционный процесс оказался гораздо более сложным и многогранным, чем он представлялся Дарвину. Очень сложными оказались как оба основных механизма эволюции — формирующий механизм наследственной изменчивости и регулирующий механизм естественного отбора, так и формы их взаимодействий. Открытие разнообразных генетико-стохастических процессов показало, что наряду с адаптивными формами эволюции широчайшее распространение имеют инадаптивные изменения. Однако нельзя провести сколько-нибудь резкие границы между строго адаптивными типами эволюции и ее инадаптивными формами. В природе наблюдаются все промежуточные формы и все возможные типы их сочетаний. Живая природа неизмеримо сложнее, чем любые теоретические модели.

Существует несколько попыток классификаций адаптивных форм эволюции — от очень простой (Северцов) до довольно сложной (Шмальгаузен). Мне представляется наиболее правильным и во всех отношениях наиболее удобным различать три основных типа, формы, или модусы, адаптивной эволюции — общий прогресс, специализацию и регресс.

Общий прогресс, или анагенез [7] — это общее совершенствование ор-

[7] Термин «анагенез», предложенный Реншом (Rensch, 1947), соответствует термину «ароморфоз» А. Н. Северцова (1924) и «арогенез» А. Л. Тахтаджяна (1951). В настоящее время он получил наибольшее распространение.

ганизации, но совершенствование гармоничное, а не одностороннее. Он характеризуется конструктивным улучшением как всего организма, так и отдельных его структур. Для анагенеза характерна также общая интенсификация функций. Это общее повышение структурной и функциональной эффективности сопровождается как возрастанием сложности (дифференциация органов и тканей, разделение функций, полимеризация гомологичных структур и пр.), так и конструктивным упрощением (слияние частей, редукция, уменьшение числа гомологичных органов и пр.). Для анагенеза характерно оптимальное соотношение между дифференциацией и интеграцией (но последняя менее выражена у модульных органов, как например некоторые группы беспозвоночных и многоклеточные растения). Анагенез повышает приспособляемость организма к максимально разнообразным и изменчивым условиям среды, повышает его адаптивные возможности. Для анагенетических приспособлений характерна их стойкость при дальнейшей кладогенетической эволюции, за исключением общего регресса организации.

Чем выше организация, тем менее вероятен общий прогресс. Поэтому древние архаичные формы эукариотов дали больше прогрессивных линий развития (и соответственно больше крупных фил), чем более поздние их формы. Чем выше уровень организации и чем шире адаптивные возможности организма, тем больше возможностей для дальнейших кладогенетических изменений. Но в то же время высота организации ограничивает возможности дальнейших анагенетических новообразований. Таким образом, повышение кладогенетической пластичности сопровождается уменьшением пластичности анагенетической. Это объясняется тем, что в то время как кладогенез требует лишь эволюционного изменения конечных стадий онтогенеза, для анагенеза сложного высокоразвитого организма требуется радикальное изменение всего хода онтогенеза, начиная с ранних его стадий. Это может произойти только путем неотении и архаллаксиса. Поэтому чем анагенетически более подвинута данная группа, тем более прерывиста ее макроэволюция. На этом основании еще в 1947 г. (Тахтаджян, 1947, с. 113) мною сформулировано положение, которое я назвал «принципом прогрессирующей прерывистости мегаэволюции», согласно которому «в процессе прогрессирующей макроэволюции прерывистость эволюции высших систематических единиц возрастает». Дальнейшая прогрессивная эволюция все более затрудняется.

Всякая перегруженность организма приспособлениями в той или иной степени ограничивает эволюционные возможности, уменьшает перспективы дальнейших макроэволюционных преобразований. Поэтому многие авторы, начиная с палеонтолога и анатома Коупа (Cope, 1896), автора «доктрины о неспециализированных», и кончая генетиком Оно (Ohno, 1970), указывают на то, что в процессе эволюции новая, более подвинутая группа организмов берет начало не от более поздних и более специализированных представителей исходной группы, а от наиболее древних и архаичных. По мнению Оно, крупные эволюционные скачки, приводившие к возникновению более высокоорганизованных классов, всегда совершались наиболее примитивными членами предшествующих классов.

Крупные анагенетические изменения — явление довольно редкое в эволюционной истории органического мира. Лишь очень немногие из эволюционных направлений могут рассматриваться как «идущие вверх», т. е. по пути общего прогресса (Huxley, 1942, 1954). Но они представляют собой те основные узловые пункты эволюционного прогресса, после которых начинаются процессы усиленной кладогенетической эволюции. Кладогенез означает увеличение разнообразия, диверсификацию форм жизни, осуществляемую путем возрастающей филетической дивергенции. Огромное разнообразие органического мира объясняется главным образом широчайшим размахом кладогенетической эволюции.

Очень многие кладогенетические изменения представляют собой более или менее одностороннюю адаптивную эволюцию — приспособление к тем или иным строго определенным, частным условиям существования. Это — специализация в узком смысле этого слова. В отличие от анагенеза, состоящего из адаптаций наиболее общего характера, которые долго сохраняются в своих самых основных чертах и при дальнейшей эволюции, частные приспособления, наоборот, не отличаются большой стойкостью при дальнейшей эволюции и легко видоизменяются. Это очень обычный тип адаптивной эволюции, при которой организм не испытывает ни значительного усложнения организации, ни ее заметного упрощения. Это те многочисленные случаи, когда эволюция совершается как бы в одной плоскости. И. И. Мечников (1876) был прав, считая, что подобные случаи «развития в одной плоскости» более распространены, чем прогрессивные или регрессивные. А. Н. Северцовым (1924) они были названы идиоадаптациями, а И. И. Шмальгаузеном (1939) — теломорфозом. В природе нет резкой границы между общим прогрессом и специализацией, между ними имеются самые постепенные переходы, все промежуточные формы. Однако типичная специализация достаточно резко отличается от типичного общего прогресса.

В результате идиоадаптивной эволюции потомки анагенетически изменившейся предковой формы расширяют свой ареал и постепенно, в результате чисто микроэволюционных процессов, приспосабливаются к новым условиям существования. В разных экологических условиях возникают разные направления специализации, и предковая систематическая группа распадается на более узкоспециализированные дочерние группы, занимающие разные ниши. Происходит адаптивная радиация. Каждая из возникших путем адаптивной радиации дочерних групп может в свою очередь стать центром новой радиации. Чем менее специализированы эти дочерние группы, тем, как правило, более вероятна дальнейшая адаптивная радиация.

Всякая специализация характеризуется той или иной степенью одностороннего развития. Во многих случаях адаптивная эволюция столь односторонняя, что мы имеем дело с узкой специализацией. При специализации развитие одних органов и частей сопровождается часто редукцией других. С возрастанием специализации происходит уменьшение эволюционной пластичности, приспособляемости. Благодаря одностороннему развитию специализированных форм они, как правило, не могут при

изменении условий среды достаточно быстро эволюционировать в какомлибо другом направлении и поэтому обречены на вымирание. Однако, как мне уже приходилось писать более 40 лет назад (Тахтаджян, 1947, с. 110—111), специализация далеко не во всех случаях является фатальной для эволюции. Это имело бы место только в том случае, если бы организмы эволюционировали лишь путем изменения конечных стадий развития. Но благодаря тому, что эволюционные изменения могут осуществляться на любой стадии онтогенеза, в распоряжении организма оказывается средство выбраться из этого тупика специализации. Поскольку каждый организм проходит в своем развитии ряд более примитивных стадий, то эти последние могут стать основой для новых эволюционных изменений. Таким именно путем возникают всевозможные отклонения от прежнего хода развития органов. Но таким же путем могут возникать отклонения от прежнего хода всего онтогенеза. Менее дифференцированная стадия развития организма может стать началом для его дифференциации в другом направлении и таким образом привести иногда к крупным новообразованиям. И все же чем более специализирован организм, тем труднее ему выбраться из эволюционного тупика. У организмов, достигших крайней степени специализации, она охватывает не только конечные, но и более ранние и даже начальные стадии развития. В этих случаях выход из тупика специализации становится уже фактически невозможным.

Чем проще условия существования, чем однообразнее среда, тем более упрощается и само строение организма. В тех случаях, когда упрощение условий достигает крайних пределов, организм подвергается максимальной структурной и функциональной редукции. Особенно упрощена среда для эндопаразитов. Именно среди последних мы встречаем крайние случаи простоты организации, вызванной крайним упрощением физиологической задачи. Однако ценой такой регрессивной эволюции часто достигается биологическое процветание вида. Доказательством может служить процветание многих паразитов. Однако в случае дегенерации повышается лишь приспособленность вида к очень узким и постоянным условиям существования, и поэтому биологическое процветание будет временным. Интегральная же приспособленность в случае дегенерации резко уменьшается.

При дегенерации в связи с упрощением соотношений между организмом и средой исчезает не только большое количество частных приспособлений, но в отличие от обычных форм специализации также многие общие приспособления, достигнутые в процессе анагенетической эволюции. Дегенерация противоположна анагенезу, и поэтому ее можно назвать катагенезом (катаморфоз, по терминологии И. И. Шмальгаузена).

Таким образом, мы различаем три основные формы адаптивной эволюции: общий прогресс (анагенез), специализацию (телогенез) и дегенерацию (катагенез). Следует, однако, иметь в виду, что эти три формы очень тесно связаны между собой и часто комбинируются. В процессе анагенетической эволюции нередко происходят также определенные регрессивные изменения, а в случае регресса можно наблюдать совершен-

ствование некоторых структур и функций. Специализация, которая занимает как бы промежуточное положение между анагенезом и катагенезом, связана самыми постепенными переходами с этими двумя модусами, и поэтому далеко не всегда можно с определенностью классифицировать формы адаптивной эволюции.

Однако кладогенез далеко не во всех случаях сводится к адаптивной радиации. В очень многих, а, по мнению некоторых авторов, даже в большинстве случаев кладогенез осуществляется инадаптивными, т. е. нейтральными или почти нейтральными изменениями. «Волны жизни» и постоянно идущие миграционные процессы, приводящие к изоляции небольших популяций, создают благоприятные условия для неадаптивных изменений, неадаптивного расообразования и видообразования. Особенно благоприятны условия для инадаптивной радиации в горах, на небольших океанических островах, в изолированных участках тропического леса. Большую роль при этом играет эффект родоначальника, что наглядно проявилось в кладогенетической эволюции человека. Многообразие жизни объясняется не в меньшей степени инадаптивной эволюцией, чем адаптивной радиацией.

ЛИТЕРАТУРА[1]

Алтухов Ю. П. Генетические процессы в популяциях. М., 1983.

Бабков В. В. Имеет ли генетика отношение к «большой» эволюции? // Микро- и макроэволюция. Тарту (ТГУ), 1980. С. 149—153.

Бабков В. В. Центральная проблема генетики популяций // С. С. Четвериков. Проблемы общей биологии и генетики. Новосибирск, 1983. С. 6—40, 259—268.

Бабков В. В. Московская школа эволюционной генетики. М., 1985.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости // Тр. III Всерос. съезда по селекции и семеноводству в г. Саратове, июнь 4—13 1920. С. 41—56.

Вавилов Н. И. Закон гомологических рядов в наследственной изменчивости. М.; Л., 1935.

Васильченко И. Т. Неотенические изменения у растений. М.; Л., 1965.

Волькенштейн М. В. Сущность биологической эволюции // Успехи физ. наук. 1984. Т. 143, № 3. С. 429—466.

Волькенштейн М. В. Биологическая эволюция и эволюция макромолекул // Природа. 1985. № 6. С. 82—89.

Воронцов Н. Н. Синтетическая теория эволюции: ее источники, основные постулаты и нерешенные проблемы // Журн. Всесоюз. хим. о-ва им. Д. И. Менделеева. 1980. Т. 25, № 3. С. 295—314.

Воронцов Н. Н. Теория эволюции: истоки, постулаты и проблемы. М., 1984.

Гайсинович А. Е. Зарождение и развитие генетики. М., 1988.

Галл Я. М. Борьба за существование как фактор эволюции. Л., 1976.

Галл Я. М. Исследования по естественному отбору // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970 годы) / Ред. С. Р. Микулинский и Ю. И. Полянский. Л., 1983. С. 221—252.

Галл Я. М. Дарвин и зарождение теории естественного отбора // Дарвинизм: история и современность / Ред. Э. И. Колчинский и Ю. И. Полянский. Л., 1988. С. 16—27.

---

[1] Список литературы кроме работ, указанных в статье, включает много других книг и статей, которые позволят читателю полнее ознакомиться с современным состоянием теории эволюции.

Гвоздев В. А., Кайданов Л. З. Геномная изменчивость, обусловленная транспозициями мобильных элементов, и приспособленность особей Drosophila melanogaster // Журн. общ. биологии. 1986. Т. 47, № 1. С. 51—63.

Георгиевский А. Б. Проблема преадаптации: Историко-критическое исследование. Л., 1974.

Голубовский М. Д., Беляева Е. С. Вспышка мутаций в природе и мобильные генетические элементы // Генетика. 1985. Т. 21, № 10. С. 1662—1670.

Дубинин Н. П. Генетико-автоматические процессы и их значение для механизма органической эволюции // Журн. эксперим. биологии. 1931. Т. 7, вып. 5—6. С. 463—479.

Дубинин Н. П. Дарвинизм и генетика популяций // Успехи соврем. биологии. 1940. Т. 13, вып. 2. С. 273—305.

Дубинин Н. П., Ромашов Д. Д. Генетическое строение вида и его эволюция. 1. Генетико-автоматические процессы и проблема экогенотипов // Биол. журн. 1932. Т. 1, вып. 5—6. С. 52—95.

Жердев Р. В. О возможности перехода от специализации к арогенезу // Закономерности прогрессивной эволюции. Л., 1972. С. 119—134.

Завадский К. М. К исследованию движущих сил арогенеза // Журн. общ. биологии. 1971. Т. 32, № 5. С. 515—529.

Завадский К. М., Колчинский Э. И. Эволюция эволюции. Л., 1977.

Захаров И. А. Генетическая гомология: от Вавилова до эпохи генной инженерии. Природа. 1987. № 10. С. 59—65.

Ивановский А. Б. Палеонтология и теория эволюции // Тр. Ин-та геологии и геофизики. Сиб. отд-ния АН СССР. 1976. Вып. 331.

Кайданов Л. З. Направленность наследственной изменчивости при отборе по адаптивно важным признакам // Дарвинизм: история и современность / Ред. Э. И. Колчинский и Ю. И. Полянский. Л., 1988. С. 56—65.

Кирпичников В. С. У истоков теории стабилизирующего отбора // История и теория эволюционного учения. Л., 1974.

Кирпичников В. С. Развитие представлений об естественном отборе // Дарвинизм: история и современность / Ред. Э. И. Колчинский и Ю. И. Полянский. Л., 1988. С. 28—36.

Козо-Полянский Б. М. Новый принцип в биологии: очерк теории симбиогенеза. М.; Л., 1924.

Козо-Полянский Б. М. Основной биогенетический закон с ботанической точки зрения. Воронеж, 1937.

Кольцов Н. К. Проблема прогрессивной эволюции // Биол. журн. 1933. Т. 2, вып. 4—5. С. 479—486.

Кольцов Н. К. Организация клетки. М.; Л., 1936.

Красилов В. А. Нерешенные проблемы теории эволюции. Владивосток, 1986.

Лукин Е. И. Закономерности географических изменений организмов // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970 годы) / Ред. С. Р. Микулинский и Ю. И. Полянский. Л., 1983. С. 175—188.

Малиновский А. А. Роль генетических и феногенетических явлений в эволюции вида. 1. Плейотропия // Изв. АН СССР. Отд. биол. 1939. № 4. С. 575—614.

Малиновский А. А. Роль хромосомных инверсий в эволюции вида // Журн. общ. биологии. 1940. Т. 1, № 4. С. 565—596.

Малиновский А. А. Закономерность наследственности в свете учения об отборе // Успехи соврем. биологии. 1941. Т. 14, № 1. С. 171—176.

Малиновский А. А. Некоторые вопросы организации биологических систем // Организация и управление. М., 1968. С. 105—138.

Малиновский А. А. Общие особенности биологических уровней и чередование типов организации // Развитие концепции структурных уровней в биологии. М., 1972. С. 271—277.

Малиновский А. А. Случайность в эволюционном процессе и «недарвиновская эволюция» // Философия в современном мире: Философия и теория эволюции. М., 1974. С. 103—120.

Малиновский А. А. Системная логика дарвинизма // Природа. 1983. № 10. С. 46—54.

Медников Б. М. Дарвинизм в XX веке. М., 1975.
Медников Б. М. Геном и язык (параллели между эволюционной генетикой и сравнительным языкознанием) // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биологии. 1976. Т. 81, № 4. С. 134—147.
Медников Б. М. Гомологическая изменчивость и ее эволюционное значение // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970 годы) / Ред. С. Р. Микулинский и Ю. И. Полянский. Л., 1983а. С. 129—138.
Медников Б. М. Исследования эволюции генома // Развитие эволюционной теории в СССР (1917—1970 годы) / Ред. С. Р. Микулинский и Ю. И. Полянский. Л., 1983б. С. 449—464.
Мёллер Г. Вступительная статья к книге Дж. Б. С. Холдэна «Факторы эволюции». М.; Л., 1935. Пер. с англ.
Мережковский К. С. Теория двух плазм как основа симбиогенезиса, нового учения о происхождении организмов. Казань, 1909.
Мечников И. И. (1876). Очерк вопроса о происхождении видов // Соч. М., 1960. Т. 4. С. 156—328.
Мизрохи Л. Ю., Приймяги А. Ф., Ильин Ю. В., Герасимова Т. И., Георгиев Г. П. Молекулярный механизм транспозиционной памяти в системе МДГ4-локус cut Drosophila melanogaster // Докл. АН СССР. 1985. Т. 285, № 6. С. 1458—1460.
Назаров В. И. Финализм в современном эволюционном учении. М., 1984.
Ромашов Д. Д. Об условиях «равновесия» в популяциях // Журн. эксперим. биологии. 1931. Т. 7, вып. 4. С. 442—454.
Руженцев В. Е. Принципы систематики, система и филогения палеозойских аммоноидей // Тр. Палеонтол. ин-та. 1960. Т. 83. С. 1—331.
Рыжков В. Л. Адаптация и эволюция (некоторые парадоксы неодарвинизма) // Философия в современном мире: Философия и теория эволюции. М., 1974. С. 90—102.
Северцов А. Н. Факторы прогрессивной эволюции у низших позвоночных // Рус. зоол. журн. 1924. Т. 24, № 1—2. С. 12—60.
(*Северцов А. Н.*) *Sewerzoff A. N.* Morphologische Gesetzmässigkeiten der Evolution. Jena, 1931.
Северцов А. Н. Главные направления эволюционного процесса: Морфобиологическая теория эволюции. М.; Л., 1934.
Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции. М., 1939.
Северцов А. Н. Морфологические закономерности эволюции // Собр. соч. М., 1949. Т. 5.
Серебровский А. С. Геногеография и генофонд сельскохозяйственных животных СССР // Науч. слово. 1928. № 9. С. 3—23.
Соболев Д. Н. Начала исторической биогенетики. Симферополь, 1924.
Сутт Т. Проблема направленности органической эволюции. Таллинн, 1977.
Сушкин П. П. Обратим ли процесс эволюции? // Новые идеи в биологии / Ред. В. А. Вагнер. М., 1915. № 8. С. 1—39.
Татаринов Л. П. Очерки по теории эволюции. М., 1987.
Татаринов Л. П. Сальтационизм в современных теориях эволюции // Дарвинизм: история и современность / Ред. Э. И. Колчинский и Ю. И. Полянский. Л., 1988. С. 108—123.
Тахтаджян А. Л. Соотношение онтогенеза и филогенеза у высших растений // Тр. Ерев. ун та. 1943. Т. 22. С. 71—176.
Тахтаджян А. Л. О принципах, методах и символах филогенетических построений в ботанике // Бюл. Моск. о-ва испыт. природы. Отд. биол. 1947. Т. 52, № 5. С. 95—120.
Тахтаджян А. Л. Пути приспособительной эволюции растений // Ботан. журн. 1951. Т. 37, № 3. С. 231—239.
(***Тахтаджян А.***) ***Takhtajan A.*** Die Evolution der Angiospermen. Jena, 1959.
Тахтаджян А. Л. Основы эволюционной морфологии покрытосеменных. М.; Л., 1964.
Тахтаджян А. Л. Система и филогения цветковых растений. М.; Л., 1966.
(***Тахтаджян А.***) ***Takhtajan A.*** Neoteny and the origin of flowering plants / C. B. Beck (ed.). Origin and early evolution of angiosperms. New York; London, 1976. P. 207—219.
Тахтаджян А. Л. Макроэволюционные процессы в истории растительного мира // Ботан. журн. 1983. Т. 68, № 12. С. 1593—1604.

Тимирязев К. А. Исторический метод в биологии. М., 1922.
(*Тимофеев-Ресовский Н. В.*) *Timofeef-Ressovsky N. W.* Uber die Vitalität einiger Genmutationen und ihrer Kombinationen bei Drosophila funebris and ihrer Abhängigkeit vom «genotypischen» und vom äusseren Milieu // Ztschr. induct. Abstammungs — und Vererbungslehre. 1934. Bd 66, H. 3/4. S. 319—344.
Тимофеев-Ресовский Н. В. Микроэволюция // Ботан. журн. 1958. Т. 43, № 3. С. 317—336.
Тимофеев-Ресовский Н. В., *Воронцов Н. Н.*, *Яблоков А. В.* Краткий очерк теории эволюции. 2-е изд., перераб. М., 1977.
Фаминцын А. С. О роли симбиоза в эволюции организмов // Изв. Имп. Акад. наук. 1912. Сер. 6. Т. 6, № 1. С. 51—68.
Хесин Р. Б. Непостоянство генома. М., 1984.
Четвериков С. С. О некоторых моментах эволюционного процесса с точки зрения современной генетики // Журн. эксперим. биологии. 1926. Т. 2, вып. 1. С. 3—54; вып. 4. С. 237—240.
Четвериков С. С. Проблемы общей биологии и генетики (воспоминания, статьи, лекции). Новосибирск, 1983.
Шмальгаузен И. И. Пути и закономерности эволюционного процесса. М.; Л., 1939.
Шмальгаузен И. И. Проблемы дарвинизма. М., 1946.
Шмальгаузен И. И. Факторы эволюции. 2-е изд. М., 1968.
Шмальгаузен И. И. Избранные труды: Пути и закономерности эволюционного процесса. М., 1983.
Яблоков А. В. Морфология и макроэволюция // Журн. общ. биологии. 1970. Т 31, № 1. С. 3—13.
Яблоков А. В. Две старые эволюционные проблемы: соотношение онто- и филогенеза и принципы естественного отбора // Философия в современном мире: Философия и теория эволюции. М., 1974. С. 121—155.
Яблоков А. В. Некоторые аспекты проблемы случайности в биологической эволюции // Вопр. философии. 1976. № 9. С. 72—79.
Яблоков А. В., *Юсуфов А. Г.* Эволюционное учение. М., 1989.

Agur Z., *Kerszberg M.* The emergence of phenotypic novelties through progressive genetic change // Amer. Natur. Vol. 129, N 6. P. 862—875.
Arber A. The interpretation of the flower: A study of some aspects of morphological thought // Biol. Rev. Cambridge Philos. Soc. 1937. Vol. 12. P. 157—184.
Arber A. The natural philosophy of plant form. Cambridge, 1950.
Asama K. Evolution of the leaf through the ages explained by the successive retardation and neoteny // Sci. Rep. Tohoku Univ. Ser. 2. 1960. Spec. vol. (4). P. 252—480.
Ayala F. J. Population and evolutionary genetics: a primer. Davis, 1982.
Bateson W. Materials for the study of variation. London, 1894.
Bateson W. Heredity and variation in modern lights / A. C. Seward (ed.). Darwin and modern science. Cambridge, 1909.
Bateson W. Problems of genetics. New Haven, 1913.
Berrill N. J. The origin of vertebrates. Oxford, 1955.
Bolk L. Das Problem der Menschwerdung. Jena, 1926.
Brooks W. K. The foundations of zoology. New York, 1899.
Carlquist Sh. Island biology. New York, 1974.
Cope E. D. The primary factor of evolution. Chicago, 1896 (1904).
Darest C. Recherches sur la production artificielle des monstruosités on essais de tératogénie experimentale. Reinwald, 1877.
Davis P. H., *Heywood V. H.* Principles of angiosperm taxonomy. Princeton, 1963.
Dawkins R. The selfish gene. Oxford, 1976.
Beer G. R. де. Embryos and ancestors. 3rd ed. Oxford, 1958.
Dobzhansky Th. Genetics and the origin of species. 1st, 2nd and 3rd ed. New York, 1937, 1941, 1951.
Dobzhansky Th. Sergei Sergeevich Tchetverikov, 1880—1959 // Genetics. 1967. Vol. 55, N 1. P. 1—3.
Dobzhansky Th. On some fundamental concepts of Darwinian biology // Evolutionary Biol. 1968. Vol. 2. P. 1—34.

Dobzhansky Th. Genetics of the evolutionary process. New York, 1970.
Dobzhansky Th., Ayala F. J., Stebbins G. L., Valentine J. W. Evolution. San Francisco, 1977.
Dobzhansky Th., Pavlovsky O. An experimental study of interaction between genetic drift and natural selection // Evolution. 1957. Vol. 11. P. 311—319.
Darlington C. D. Evolution of genetic systems. 2nd ed. Edinburgh, 1958.
Eldredge N., Gould S. J. Punctuated equilibria: an alternative to phyletic gradualism / T. J. Schopf (ed.). Models in paleobiology. San Francisco, 1972.
Fisher R. A. On the dominance ratio // Proc. Roy. Soc. Edinburgh. 1922. Vol. 42. P. 321—341.
Fisher R. A. The genetical theory of natural selection. Oxford, 1930.
Ford E. B. Mendelism and evolution. London, 1965.
Galton F. On blood relationships // Proc. Roy. Soc. 1872. Vol. 20. P. 394—402.
Galton F. A theory of heredity // J. Anthropol. Inst. Great Britain and Ireland. 1876. Vol. 5. P. 329—348.
Galton F. Discontinuity in evolution // Mind N. S. 1894. Vol. 3. P. 362—372.
Garstang W. The theory of recapitulation: A critical restatement of the biogenetic law // J. Linn. Soc., Zool. 1922. Vol. 35. P. 81—101.
Garstang W. The morphology of the Tunicata, and its bearing on the phylogeny of the Chordata // Quart. J. Microscop. 1928. Vol. 72. P. 51—187.
Goldschmidt R. A preliminary report on some genetic experiments concerning evolution // Amer. Natur. 1917. Vol. 52. P. 28—50.
Goldschmidt R. Some aspects of evolution // Science. 1933. Vol. 78. P. 539—547.
Goldschmidt R. Material basis of evolution. New Haven, 1940.
Goldschmidt R. Evolution, as viewed by one geneticist // Amer. Sci. 1952a. Vol. 40, N 1. P. 84—98.
Goldschmidt R. Homoeotic mutants and evolution // Acta biotheoz. 1952b. Vol. 10. P. 87—104.
Gould S. J. Ontogeny and phylogeny. Cambridge, Mass., 1977.
Gould S. J. Darwinism and the expansion of evolutionary theory // Science. 1982. Vol. 216. P. 380—387.
Gould S. J., Eldredge N. Punctuated equilibria: the tempo and mode of evolution reconsidered // Paleobiology. 1977. Vol. 3. P. 115—151.
Grant V. The origin of adaptations. New York, 1963.
Grant V. Organismic evolution. San Francisco, 1977.
Grant V. The evolutionary process: A critical review of evolutionary theory. New York, 1985.
Gulick J. T. The variation of species as related to their geographical distribution illustrated by the Achatinellidae // Nature. 1872. Vol. 6. P. 222—224.
Gulick J. T. On diversity of evolution under one set of external conditions // J. Linn. Soc. Zool. 1873. Vol. 11. P. 496—505.
Gulick J. T. Divergent evolution through cumulative segregation // J. Linn. Soc. Zool. 1888. Vol. 20. P. 189—274.
Gulick J. T. Evolution, racial and habitudinal // Carnegie Inst. Washington Publ. 1905. N° 25. P. 1—269.
Hadži J. The evolution of Metazoa. Oxford, 1963.
Hagedoorn A. L., Hagedoorn A. C. The relative value of the processes causing evolution. The Hague, 1921.
Haldane J. B. S. The causes of evolution. London; New York, 1932.
Haldane J. B. S. The cost of natural selection // J. Genetics. 1957. Vol. 55. P. 511—524.
Haldane J. B. S. Natural selection / P. R. Bell (ed.). Darwins biological work some aspects reconsidered. Cambridge, 1959. P. 101—149.
Hardy A. C. Escape from specialization / J. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford (eds.). Evolution as a process. London, 1954. P. 122—142.
Heer O. Urwald der Schweiz. Zürich, 1868.
His W. Unsere Körperform und das physiologische Problem ihrer Entstehung. Leipzig, 1874.
Huxley J. S. Evolution, the modern synthesis. New York, 1942.

Huxley J. S. Evolution in action. New York, 1953.
Huxley J. S. The evolutionary process / J. S. Huxley, A. C. Hardy, E. B. Ford (eds.). Evolution as a process. London, 1954. P. 1—23.
Huxley J. S. Evolutionary processes and taxonomy with special reference to grades // Uppsala Univ. Årskr. 1958. P. 21—39.
Jenkin F. The origin of species // The North British Review. 1867. Vol. 46. P. 277—318 (Reprinted in D. L. Hull. Darwin and his crisis. Cambridge, Mass.).
Keith A. A new theory of human evolution. London, 1949.
Kimura M. The neutral theory of molecular evolution. Cambridge, 1983.
Knight T. A. Observations on hybrids // Trans. Hort. Soc. 1822. Vol. 4. P. 367—373.
Kollman J. Neue Gedanken über das alter Problem von der Abstammung des Menshcen // Corresp. Bl. Deutsch. Ges. Anthrop. Ethnol. Urges. 1905. Bd 36. S. 9—20.
Köllicker A. Über die Darwinische Schöpfungstheorie // Ztschr. Wiss. Zool. A. 1864. Bd 14, H. 2. S. 114—186.
Lorenz K. Studies in human and animal behavior. Vol. 2. Cambridge, Mass., 1971.
Malécot G. Les mathématiques de l'hérédité. Paris, 1948.
Malécot G. Les modèles stochastiques en génétique des populations // Publ. Inst. Statistique Univ. Paris, 1959. T. 8. P. 173—210.
Margulis L. Symbiosis in cell evolution: Life and its environment on the early earth. San Francisco, 1981.
Masters M. T. Vegetable teratology, an account of the principal deviations from the usual construction of plants. London, 1869.
Mather K. The genetical structure of populations // Symp. Soc. Exper. Biol. 1953. Vol. 7. P. 66—95.
Mather K. Polymorphism as an cutcome of disraptive selection // Evolution. 1955. Vol. 9. P. 52—61.
Mather K. Genetical structure of populations. London, 1973.
Mayr E. Systematics and the origin of species. New York, 1942.
Mayr E. Change of genetic environment and evolution / J. Huxley, A. C. Hardy and E. B. Ford (eds.). Evolution as a process. London, 1954. P. 157—180.
Mayr E. Animal species and evolution. Cambridge, Mass., 1963.
Mayr E. Populations, species and evolution. Cambridge, Mass., 1970.
Mayr E. Evolution and the diversity of life: Selected essays. Cambridge, Mass.; London, 1976.
Mayr E. Toward a new philosophy of biology: Observations of an evolutionist. Cambridge, Mass., 1988.
Mayr E., Provine W. B. (eds.). The evolutionary synthesis. Cambridge, Mass., 1980.
Mivart St. G. On the genesis of species. London, 1871.
Montagu M. F. A. Time, morphology, and neoteny in the evolution of man // Amer. Anthropol. 1955. Vol. 57. P. 13—27.
Mopertuis P. L. M. de. Vénus Physique. La Haye, 1746.
Morgan T. H. Evolution and adaptation. New York, 1903.
Naudin Ch. Sur les plantes hybrides // Rev. Hort. Sér. 4. 1861. Vol. 10. P. 396—399.
Naudin Ch. Nouvelles recherches sur l'hybridité dans les végétaux // Ann. Sci. Nat. Sér. Bot. (Paris). 1863. T. 19. P. 180—203.
Naudin Ch. Nouvelle recherches sur l'hybridité dans les végétaus // Nouv. Arch. Mus. Hist. Nat. 1865. T. 1. P. 25—176.
Naudin Ch. Cas de monstruosités devenus le point de départ de nouvelles races des végétaux // C. R. Acad. Sci. 1866. Vol. 64. P. 929—933.
Ohno S. Evolution by gene duplication. Berlin etc., 1970.
Portier P. Les symbiotes. Paris, 1918.
Raff R. A., Kaufman T. C. Embryos, genes, and evolution: The developmental-genetic basis of evolutionary change. New York, 1983.
Remane A. Die Grundlagen des natürlichen Systems, der vergleichenden Anatomie und der Phylogenetik. Leipzig, 1956.
Rensch B. Neuere Probleme der Abstammungslehre. Stuttgart, 1947.
Rensch B. Evolution above the species level. New York, 1959.
Sageret A. Considérations sur la production des hybrides, des variants et des variétés

en général et sur celles des Cucurbitacées en particulier // Ann. Sci. Nat. Sér. 1. 1826. T. 8. P. 294—307.

Schimper A. E. W. Über die Entwickelung der Chlorophyllkörner und Farbkörper // Bot. Ztschr. 1883. Bd 41. S. 105—114.

Schindewolf O. H. Paläontologie, Entwicklungslehre und Genetik: Kritik und Synthese. Berlin, 1936.

Schindewolf O. H. Grundfragen der Paläontologie. Stuttgart, 1950.

Shull A. F. Evolution. New York; London, 1936.

Simpson G. G. Tempo and mode in evolution. New York, 1944.

Simpson G. G. The major features of evolution. New York, 1953.

Simpson G. G. The meaning of evolution. 2nd ed. New Haven, 1967.

Stanley S. M. Macroevolution. San Francisco, 1979.

Stanley S. M. The new evolutionary timetable: fossils, genes and the origin of species. New York, 1981.

Stanley S. M. Macroevolution and the fossil record // Evolution. 1982. Vol. 36. P. 460—473.

Stebbins G. L. The basis of progressive evolution. Chapel Hill, 1969.

Stebbins G. L. Darwin to DNA, molecules to humanity. San Francisco, 1982.

Stebbins G. L., Hartl D. L. Comparative evolution: Latent potentials for anagenetic advance // Proc. Nat. Acad. Sci. USA. 1988. Vol. 85. P. 5141—5145.

Steenis C. G. G. J. van. Plant speciation in Malesia with special reference to the theory of non-adaptive, saltatory evolution // Biol. J. Linn. Soc. 1969. Vol. 1. P. 97—133.

Steenis C. G. G. J. van. Autonomous evolution in plants. Differences in plant and animal evolution // Gard. Bull. Singapore. 1977. Vol. 29. P. 103—126.

Suess E. Über die Verschiedenheit und die Aufeinanderfolge der tertiären Landfaunen in die Niederlag von Wien // Akad. Wiss. Wein Math.-naturwiss. Kl. 1867. Bd 47, Abt. 1. S. 306—333.

Van Valen L. A new evolutionary law // Evol. Theory. 1973. Vol. 1, N° 1. P. 1—30.

Van Valen L. A theory of origination and extinction // Evol. Theory. 1985. Vol. 7, N° 3. P. 133—142.

Vries H. de. Die Mutationstheorie. I—II. Leipzig. 1903.

Vries H. de. Species and varieties; their origin by mutation . . . Chicago, 1905.

Vries H. de. Variation / A. C. Seward (ed.). Darwin and modern science. Cambridge, 1909. P. 66—84.

Waddington C. H. The strategy of the genes. London, 1957.

Wallace A. R. Darwinism: An exposition of the theory of natural selection. London, 1889.

Wallin J. E. Symbioticism and the origin of species. Baltimore, 1927.

Wright S. Systems of mating // Genetics. 1921. Vol. 6. P. 111—178.

Wright S. Evolution in Mendelian populations // Genetics. 1931. Vol. 16. P. 97—159.

Wright S. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding, and selection in evolution // Proc. 6th Intern. Congr. Genetics. 1932. Vol. 1. P. 356—366.

Wright S. Modes of selection // Amer. Natur. 1956. Vol. 90. P. 5—24.

Zimmermann W. Die Phylogenie der Pflanzen. Stuttgart, 1959.

ИМЕННОЙ УКАЗАТЕЛЬ

Агассиц Александр (Agassiz Alexander) 123, 196—197, 279, 283, 285, 288—289, 303, 309, 328, 363, 388
Агур З. (Agur Z.) 547
Азара (Azara) 73, 151
Айтон (Eyton) 242
Айяла Ф. (Ayala F.) 531, 547—548
Акбер Хан (Akber Khan) 39
Алтухов Ю. П. 544
Арбер А. (Arber A.) 538, 547
Аристотель 12, 420
д'Аршиак (d'Archiak) 299
Асама К. (Asama K.) 538, 547

Бабингтон (Babington) 55
Бабков В. В. 529—530, 544
Бакленд (Buckland) 301
Бакли (Buckley) 44
Баркли (Berkeley) 323
Барлоу Н. (Barlow N.) 450, 473
Барранд (Barrande) 287, 289, 292, 294, 299, 301—302, 440
Бартлетт (Bartlett) 190
Баск (Busk) 197—198
Батлер 8, 420
Бейкер С. (Baker S.) 184
Бейкуэлл (Bakewell) 44
Бейтс (Bates) 234, 353, 369—371, 423, 443—444
Бейтсон (Bateson) 532—533, 547
Беляев Е. С. 545
Бентем (Bentham) 55, 363
Бергесс (Burgess) 44
Беррилл Н. (Berrill N. T.) 538, 547
Берч (Birch) 39
Бир де Г. (Beer de G.) 448, 473, 485, 497, 515, 547
Блит (Blyth) 33, 138, 242, 525
Богданов А. А. 523
Болк Л. (Bolk L.) 538, 547
Бомон Эли де (Beaumont Elie de) 294
Борроу (Borrow) 44
Боске (Bosquet) 285, 440
Боулер П. (Bowler P.) 492, 508, 515
Браун (Braun) 180
Браун Дж. (Browne J.) 473, 508—509, 515
Браун Роберт (Brown Robert) 361
Браун Секар (Brown Sequard) 120
Брейс (Brase) 14
Брекмэн А. (Brackman A.) 506, 509, 515
Брем (Brehm) 194
Брент (Brent) 214, 441
Брока (Broca) 177
Бронн (Bronn) 18, 176, 276, 291, 424, 431—432
Броокс Дж. (Brooks J.) 509, 515
Брукс У. (Brooks W. K.) 530, 547
Брус (Bruce) 296
Бурдах (Burdach) 18
Бух фон (Buch) 15, 420, 478
Буэ 275
Бэйкон 8
Бэр фон (Baer) 19, 111, 308, 380, 420, 422, 509
Бюзаренг Жиру де (Buzareingues Girou de) 259
Бюффон (Buffon) 12

Вавилов Н. И. 5, 521, 538
Вагнер Мориц (Wagner Moritz) 96, 380, 424, 518
Вагнер Рудольф (Wagner Rudolph) 19
Валансьен (Valenciennes) 341
Ван Вален Л. (Van Valen L.) 550
Ван Монс (Van Mons) 40
Васильченко И. Т. 538, 544
Вейсман (Weismann) 26, 391, 424, 432, 519, 526
Верло (Verlot) 232
Вернейль (Verneuil) 299
Вильсон Е. (Wilson E.) 513
Вирхов (Virchow) 155
Вихура М. (Wichura M.) 250, 252, 264
Волькенштейн М. В. 520, 544
Ворзиммер П. (Vorzimmer P.) 457, 460—461, 475, 511, 516
Воронцов Н. Н. 511, 544, 547
Вудуард (Woodward) 276, 285, 293, 310, 440
Вулластон (Wollaston) 56, 59, 119, 121, 146, 352

Гайсинович А. Е. 460, 473, 544
Галл Я. М. 5, 7, 450, 452, 471, 477, 538
Гарднер (Gardner) 334
Гарстанг У. (Garstang W.) 538, 548
Гвоздев В. А. 537, 545
Геер Освальд (Heer Oswald) 33, 98, 548
Гейки (Geikie) 268
Геккель Эрнст 375, 424, 519
Гельмгольц (Helmholtz) 11, 171
Георгиев Г. П. 546
Георгиевский А. Б. 7, 545
Герасимова Т. И. 546
Гертнер 92, 238—245, 247, 249, 256—261, 397, 426, 436
Гёте (Goethe) 13, 19, 128
Гизелин М. (Ghiselin M.) 454, 468—469, 474, 505, 510, 516
Гмелин (Gmelin) 328
Годри (Gaudry) 302, 424
Годрон (Godron) 18
Годуин-Остен (Godwin-Austen) 281
Голтон Френсис (Galton F.) 517, 519, 533, 548
Голубовский М. Д. 545
Гольдшмидт Рихард (Goldschmidt R.) 534, 536, 548
Горлина Т. 7
Госс (Gosse) 139
Гофмейстер (Hofmeister) 202
Граб (Graba) 88
Грант (Grant) 14
Грант В. (Grant V.) 524, 548
Грей Эйса (Gray Asa) 57, 58, 78, 90, 94, 103, 138, 140, 146, 181, 328, 331, 416, 434, 500, 508—509
Гримм (Grimm) 380
Грубер Г. (Gruber H.) 454, 470, 474
Грэс Клэр (Grece Clair) 12
Гулд А. А. (Gould A. A.) 119, 217, 349, 353, 428
Гулд Дж. (Gould J.) 453, 455, 474
Гулд С. (Gould S.) 450, 463, 472, 474, 516, 534, 538, 548
Гулик Дж. Т. (Gulick J. Th.) 499, 500, 520
Гумбольдт (Humboldt) 275, 334, 478
Гунер (Hooner) 432
Гэйл Б. (Gale B.) 469, 474
Гюнтер 193—194, 316, 340—341, 390, 424

Дайэмонд Дж. (Diamond J.) 474
Дальтон (D'Alton) 18
Дан (Dana) 123, 332, 335
Дарвин Фрэнсис 485
Дарвин Чарлз 5—7, 10, 187, 420, 425—426, 429, 440—441, 448—473, 476—515, 517—519, 521—523, 526—529, 532, 540
Дарвин Эмма 465
Дарвин Эразм (Darwin Erasmus) 13
Даревский И. С. 7
Дарес К. (Darest C.) 532, 547
Дарлингтон С. (Darlington C. D.) 536
Даунинг (Downing) 82
Девис П. (Davis P. H.) 538, 547
Дезмонд Дж. (Desmond J.) 474
Декандоль Альфонс (De Candolle) 60, 103, 115, 128, 145, 324, 337, 342—344, 346, 354
Декандоль Огюст (De Candolle A.-P.) 57—58, 66, 128, 180, 181, 373, 433, 434
Дженкин Флеминг (Jenkin F.) 519, 532, 549
Джонстон (Johnston) 323
Джоунз Дж. М. (Jones J. M.) 345
Джукс (Jukes) 268
Добржанский Ф. Г. (Dobzhansky Th.) 510, 519, 521, 524, 526, 530—531, 547—548
Докинс Ричард (Dawkins R.) 524, 547
Досон (Dawson) 272, 278, 287
Дубинин Н. П. 519, 529—530, 545
Дюваль-Жув 521

Жербе (Gervais) 302
Жердев Р. В. 545
Журдэн (Jourdain) 154
Жюссье А. де (Jussieu A. de) 179, 362, 433

Завадский К. М. 511, 545
Захаров И. А. 545
Зеликман А. Л. 5—6
Земпер Карл 518, 527
Зюсс (Suess) 441, 532

Ивановский А. Б. 534—545
Ильин Ю. В. 546

Кайданов Л. З. 537, 545
Кайзерлинг (Keyserling) 19
Канаев И. И. 458, 473
Каннингем (Cunningham) 120
Карл I 44
Карлквист (Carlquist Sh.) 537, 547
Карпентер (Carpenter) 307
Катрфаж (Quatrefages) 242
Карус Виктор 9
Кейт А. (Keith A.) 538, 549
Кельрейтер (Kölreuter) 27, 91—92, 238—240, 245, 249, 259, 261, 389, 397
Кёлликер А. (Köllicker A.) 532
Керби (Kirby) 120
Керсберг М. (Kerszberg M.) 547
Кимура М. (Kimura M.) 522, 549
Кингслэнд С. (Kingsland S.) 452, 474
Кирпичников В. С. 545

Клапаред (Claparede) 11, 162
Кларк В. Б. (Clarke W. B.) 332, 346
Клаусен (Clausen) 310
Клифт (Clift) 310
Козо-Полянский Б. М. 535, 538, 545
Коллинз (Collins) 44
Колчинский Э. И. 473, 545
Колеман (Coleman W.) 450, 458, 473
Кольман (Kollman J.) 538, 549
Кольцов Н. К. 538, 545
Кон Д. (Kohn D.) 449, 454, 457, 459—460, 464, 466, 474, 499, 509, 516
Конт О. 495
Котлер М. (Kotler M.) 464, 488
Котли (Cautley) 311
Коуп (Cope) 158, 541, 547
Кофмен Т. (Kaufman T. C.) 535, 538, 549
Красилов В. А. 534, 545
Кричевская Ф. И. 6
Кроулл (Croll) 268, 270, 287, 333, 335, 338, 424
Крюгер (Crüger) 163
Кэнон С. (Cannon S.) 467, 473
Кэтле А. 468
Кювье Фредерик (Cuvie Frederick) 209, 289, 302, 382, 441

Лаббок Джон (Lubbock John) 53, 135, 152, 234, 280, 379, 381, 423
Лайелль Чарлз (Lyell Charles) 21, 66, 91, 186, 267, 272, 278, 287, 289, 291—292, 298, 301, 321, 325—326, 333, 338, 342, 352, 413, 438—440, 449—453, 455, 458, 473—474, 487—488, 498, 503, 515, 540
Ламарк (Lamarck) 12, 13, 112, 367, 425, 454—457, 461, 463, 466, 478
Ланд (Lund) 310
Ландуа (Landois) 157
Ланкестер Рей (Lankaster Ray) 11, 176, 378—379
Ласепед (Lacepede) 191
Лейбниц 413
Лекок (Lecoq) 19, 420
Лепсиус (Lepsius) 39
Леонардо [да Винчи] (Leonardo da Vinci) 517
Ле Руа (Le Roy) 214
Ливингстон (Livingstone) 43
Лимош К. (Limoge C.) 469, 508, 516
Линней К. 68, 360, 368, 487—488, 495
Локвуд (Lockwood) 194
Лоренц К. (Lorenz K.) 510—511, 513, 516, 524—525, 530, 549
Лоу Р. Т. (Lowe R. T.) 325, 334
Лоуган У. (Logan W.) 287
Лукас Проспер (Lucas Prosper) 29, 262
Лукин Е. И. 545
Луис Дж. Г. (Lewes G. H.) 176, 389, 416, 424
Лэк Д. (Lack D.) 452, 474

Мазер К. (Mather K.) 524, 526, 549
Майварт Ст. Джордж (Mivart) 127, 160, 182—185, 187—189, 192—197, 199, 204—207, 368, 532, 549
Майр Э. (Mayr E.) 468—470,474, 490, 495, 508, 531, 549
Мак-Артур Р. (MacArtur R.) 513, 516
Мак-Доннелл Р. (McDonnell R.) 159
Маклей (Macleay) 368
Малеко Дж. (Malécot G.) 531, 549
Малиновский А. А. 545
Малм (Malm) 192—193
Мальтус (Malthus) 23, 67, 467—471, 474, 482—483
Манн (Mann) 335
Манье Е. (Manier E.) 468, 474
Маргулис Л. (Margulis L.) 535, 548
Марри Ч. (Murray Ch.) 35, 123
Мартенз (Martens) 324
Мартин У. Ч. (Martin W. Ch.) 139
Маршалл (Marshall) 48, 366
Мастерс М. Т. (Masters M. T.) 532, 549
Маттеуччи (Matteucci) 159
Маттью Патрик (Matthew Patrick) 14, 15, 17
Мединг Карл (Meding Karl) 13
Медников Б. М. 523, 546
Мелье 429
Мендель Грегор 519, 521
Мензбир М. А. 5
Мережковский К. С. 535, 546
Меррель (Merrell) 216
Мерчисон Р. (Murchison) 272, 287, 289, 294
Мечников И. И. 527—528, 532, 540, 542
Мёллер Г. (Müller H. J.) 533—534, 545
Мизрохи Л. Ю. 537, 546
Миллер (Miller) 224, 227
Мильн Эдвардс А. (Milne Edwards) 104, 111, 164, 363, 374, 429, 505, 509
Мокен-Тандон (Moquin-Tandon) 119
Монтагю М. (Montagu M. F. A.) 538, 548
Мопертюи (Mopertuis Pl. M. de) 414, 523, 549
Морган Т. Х. (Morgan T. H.) 533, 549
Моррен (Morren) 202
Мортон (Morton) 140
Моцарт 210
Мулинье 9
Мюллер Адольф (Muller Adolf) 216

Мюллер Фриц (Muller Fritz) 53, 112, 154—158, 161—162, 196, 201, 234, 240, 334, 362—363, 383, 386—387, 423—424, 429
Мьюри (Murie) 158

Назаров В. И. 546
Найт Эндрю (Knight Andrew) 25, 91, 212, 519, 549
Натузиус фон Г. (Nathusius) 167
Негели (Nageli) 177—178, 424, 432, 526
Некрасов А. Д. 5
Нитше (Nitsche) 197
Нодэн (Naudin) 18, 136, 259, 261,519, 521, 532, 549
Ноубл Ч. (Noble Ch.) 241
Ньюман (Neuman) 74
Ньютон (Newton) 326, 413

Одюбон (Audubon) 152, 343
Окапитен (Aucapitaine) 349
Окен (Oken) 18
Олби Р. (Olby R.) 460, 474
Олдридж Н. (Eldridge N.) 492, 534, 548
Омалиюс д'Аллуа М. Ж. де (Omalius d'Halloy M. J.) 16
Оно С. (Ohno S.) 538, 541, 549
Д'Орбиньи (D'Orbigny) 279
Осповат Д. (Ospovat D.) 457, 459—460, 464—465, 467, 474, 487, 495, 497, 505, 508—509, 516
Оуэн (Owen) 16—17, 120, 130, 218, 284, 295, 301, 310, 361, 376, 378, 382, 423, 429, 441, 452, 454, 472, 509

Павлов А. П. 5
Павловский О. (Pavlovsky O.) 530
Паллас (Pallas) 242, 257, 258
Пандер (Pander) 18
Пачини (Pachini) 160
Пейли (Paley) 170, 450, 474, 487—488, 516
Пекхэм М. (Peckham M.) 7
Перриер (Perier) 196
Петровский А. И. 5
Пикте (Pictet) 279, 283—285, 289, 292—293, 306, 441
Пирс (Pierce) 86
Плиний (Pliny) 39
Портер Р. (Porter R.) 468, 474
Портье П. (Portier P.) 535, 549
Поуэлл Баден (Powell Baden) 19
Престуич (Prestwich) 301
Приймяги А. Ф. 546
Провайн У. (Provine W. B.) 549
Пуанкаре А. 523
Пуаре (Poiret) 18
Пул (Poole) 138—140
Пуше (Pouchet) 193

Радвик М. (Rudwick M.) 468, 474
Радклифф (Radcliffe) 159
Радчинский С. А. 5
Райт С. (Wright S.) 519, 530—531, 550
Райт Чонси (Wright Chauncey) 184, 207
Рамзи (Ramsay) 216—217, 268—269, 438
Рафинеск (Rafinesque) 15
Ремане А. (Remane A.) 538, 549
Ренгер (Rengger) 73
Ренш Б. (Rensh B.) 538, 540, 549
Ричардсон Дж. (Richardson J.) 149, 335
Ришар (Richard) 362
Роджерз Р. Д. (Rogers H. D.) 275
Роллин (Rollin) 139
Ромашов Д. Д. 519, 529—530, 545—546
Роули (Rowley) 14
Руженцев В. Е. 534, 546
Рыжков В. Л. 546
Рэфф Р. (Raff R. A.) 535, 538, 549
Рьюз М. (Ruse M.) 457, 470, 474
Рютимейер (Rütimeyer) 33, 242

Сажрэ (Sageret) 259, 519, 549
Салвин (Salvin) 190
Сапорта Гастон де (Saporta Gaston de) 59
Северцов А. Н. 538—540, 542, 546
Седжвик (Sedgwick) 283, 289
Секорд Дж. (Secord J.) 502, 516
Сент-Венсан Бори (St-Vincent Bory) 18, 346
Сент-Джон (St. John) 213, 427
Сент-Илер Жоффруа Исидор (Saint-Hilaire Geoffroy Isid.) 13, 17, 19, 28, 49, 126, 129, 133, 478
Сент-Илер Жоффруа Этьен (Saint-Hilaire Geoffroy E.) 128, 376
Сент-Илер Огюст (St. Hilaire Aug.) 181, 362, 434
Серебровский А. С. 530, 546
Сибрайт Дж. (Sebright J.) 34
Силлимен (Silliman) 122
Симанн (Seemann) 335
Симпсон Дж. (Simpson G.) 508, 516, 524—525, 550
Скорсби (Scoresby) 189
Скотт (Scott) 240, 259
Слоан Ф. (Sloan Ph.) 457, 475
Смит А. (Smith A.) 468, 471
Смит Гамильтон (Smith Hamilton) 139
Смит Ф. (Smith F.) 220—221, 233
Смитт (Smitt) 197
Соболев Д. Н. 534, 546
Соболь С. Л. 5

Солтер (Salter) 250
Сомервилл (Somerville) 41
Соссюр де (Saussure de) 151
Спенсер (Spencer) 44
Спенсер Херберт (Spencer Herbert) 18, 66, 113, 253, 418, 426, 523
Старобогатов Я. И. 5
Стауфер Р. (Stauffer R.) 488, 499, 516
Стеенис ван (Steenis C. G. G. J. van) 537, 539, 550
Стенли Ф. (Stanley F.) 489, 516
Стенструп 366
Суес Е. (Suess E.) 522
Сулловэй Ф. (Sulloway F.) 451, 466, 475, 511, 516
Сутт Т. 546
Сушкин П. П. 538, 546
Суэйсленд (Swaysland) 326

Татаринов Л. П. 508, 515, 532, 534, 546
Таун (Thoun) 247
Тауш (Tausch) 180, 433
Тахтаджян А. Л. 5, 7, 508, 511, 515, 522, 538—541, 543, 546
Тегетмейер (Tegetmeier) 225, 228
Тейт (Tait) 28
Темминк (Temminck) 363
Тимирязев К. А. 5, 519, 523, 547
Тимофеев-Ресовский Н. В. 520, 522, 524, 547
Томз (Tomes) 348
Томсон К. (Thomson K.) 475
Томпсон Уильям (Tompson W.) 286—287, 401
Торелл (Torell) 440
Траукер (Traquair) 193
Траутшольд (Trautschold) 276
Тримен (Trimen) 371
Туэйтс (Thwaites) 124
Тюрэ (Thuret) 245, 250

Уайман (Wyman) 29, 224, 423
Уайт М. 511
Убер Пьер (Huber Pierre) 219—220, 223, 226—227
Уивелл 8
Уил (Weale) 325
Уитикер (Whitaker) 268
Унгер (Unger) 18
Уоддингтон К. Х. (Waddington Ch. H.) 524—525, 550
Уоллес (Wallace) 7, 14, 16, 19, 21, 49, 53, 55, 155, 188, 234, 321, 371, 416, 422, 485, 490, 499, 509—510, 517, 519, 526—528, 532, 550
Уоллин Дж. (Wallin J. E.) 535, 550
Уолш Б. Д. (Walsh B. D.) 56, 136, 422
Уотерхауз (Waterhouse) 104, 130—131, 223, 372—373
Уотсон Г. Ч. (Watson H. C.) 55, 60, 63—64, 114, 124, 146, 326, 329, 335, 442
Уэллз У. Я. (Wells W. C.) 13—14, 17, 420, 422
Уэствуд (Westwood) 63, 135, 361

Фабр (Fabre) 85, 219, 387
Фаминцын А. С. 535, 547
Филиппи (Philippi) 440
Филлипс (Phillips) 441
Фишер Р. (Fisher R. A.) 519, 528, 530, 548
Флауэр (Flower) 195, 302, 369, 376
Фолкнер (Falconer) 68, 280, 289, 291, 296, 305, 311, 441, 443
Форбз Эдвард (Forbes E.) 1, 119, 145, 271—272, 287, 289, 322, 328, 332—333, 338, 356, 439, 485
Форд Э. (Ford E.) 519, 548
Фосетт (Faucett) 430
Фриз де Гуго (Vries de H.) 535, 550
Фрики (Freke) 17
Фрис (Fries) 18, 63

Хааст У. (Haast J.) 322
Хагедорн А. К. (Hagedorn A. C.) 530, 548
Хагедорн А. Л. (Hagedorn A. L.) 530, 548
Хадзи (Hadzi J.) 538, 548
Хадсон (Hudson) 151, 218
Хаксли (Huxley) 19, 94, 302, 379, 383, 424—425, 441, 448, 474, 527, 532—533
Хаксли Дж. (Huxley J. S.) 448, 538, 540, 542, 548—549
Хантер (Hunter) 131
Харди Г. (Hardy H. G.) 538, 548
Харкорт Э. В. (Harcourt E. V.) 345
Хаттон (Hutton) 215, 242
Хеер О. (Heer O.) 33, 98, 532, 548
Хейвуд В. (Heywood V. H.) 538, 547
Хейзингер (Heusinger) 29
Хектор (Hector) 332
Хензен (Hensen) 160
Хензло (Henslow) 194, 485
Херберт С. (Herbert S.) 451, 454, 468, 474
Херберт У. (Herbert W.) 14, 18, 66, 240—241
Херн (Hearne) 151
Херон Р. (Heron R.) 85
Хертунг 326—327
Хершель Джон (Herschel John) 19
Хесин Р. Б. 536—537, 547
Хикс (Hicks) 287
Хилдебранд (Hildebrandt) 93, 240
Хильгендорф (Hilgendorf) 276

Хис У. (Hiz W.) 517, 548
Ходж Дж. (Hodge D.) 451, 474
Холдейн Дж. (Haldane J. B. S.) 519, 521, 523—525, 533, 548
Холдимен (Haldeman) 15
Хопкинз (Hopkins) 274
Хукер Г. Д. (Hooker G. D.) 20—22, 60, 78, 94, 115, 124, 127, 179, 332, 334—335, 337—338, 343, 346, 350—351, 372, 443, 485, 490, 498—499, 501—502, 506, 508, 510, 518—519, 526—527
Хьюит (Hewitt) 250

Циммерман В. (Zimmermann W.) 538, 550

Четвериков С. С. 519, 528—530, 547

Шаафгаузен (Schaffhausen) 19
Шахт (Schacht) 180, 433
Швебер С. (Schweber S.) 457, 468—470, 474, 508, 516
Шелл А. (Shull A. F.) 528, 550
Шёбль (Schöbl) 178
Шиёдте (Schiödte) 122—123, 192—193
Шимпер А. (Schimper A.) 535, 550
Шиндевольф О. (Schindewolf O.) 534, 538, 550
Шлегель (Schlegel) 126
Шмальгаузен И. И. 5, 523—525, 540, 542—543, 547
Шпренгель (Sprengel) 91, 93, 127

Эдуардз У. У. (Edwardz W. W.) 139
Эллиот У. (Elliot W.) 34
Эрл Уинзор (Earl Windsor) 348
Эшвеге фон (Eschwege) 275

Юатт (Youatt) 41, 44, 392
Юсуфов А. Г. 547

Яблоков А. В. 467
Яррель (Yarrell) 193, 461

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Аберрантные группы *см.* Группы аберрантные
Аборигенные формы *см.* Формы аборигенные
Адаптации 15, 46, 65, 167, 216
— экстраординарные 163—164
Адаптация 40, 80—81, 83—84, 90, 103—104, 107—108, 114, 124—125, 128, 144, 150, 161, 166—167, 171, 174, 176, 178, 190—192, 195, 204, 208, 216, 230, 247, 270, 283, 285, 293, 323, 341, 345, 352, 355, 368—369, 373, 385—389, 391, 402, 404—405, 411, 437, 445
— в природе, примеры 13, 15—16, 2, 76, 92, 151, 183, 200
Акклиматизация 123—126, 300, 336, 443
— и естественный отбор 125
Аномальные формы *см.* Формы аномальные
Ареал 60—61, 95—96, 100, 147, 300, 398, 427
— разновидностей 63
— видов 97—98, 146, 319, 321, 354
Архетип, идея 16

Бесполые формы *см.* Формы бесполые
Близкородственные формы *см.* Формы близкородственные
Борьба за жизнь *см.* Борьба за существование
Борьба за существование 23, 60, 65—78, 81, 84—85, 88, 98, 100, 103, 107, 110, 113, 115—116, 129, 146, 148, 150, 152, 167, 191, 204, 229, 258, 284, 307—308, 313—314, 317—318, 343, 354, 374, 396, 409, 411, 419, 426
— внутривидовая 75, 77, 403
— и естественный отбор 65—66, 80
— и климат 70—71, 77
— между видами 76—77
— — разновидностями 75
—, термин 67

Вариабельность 25, 39, 50, 78, 104—105, 118, 120, 129—130, 141
Вариации 25—27, 47—48, 78—81, 83, 86, 95—97, 100—101, 105, 110—111, 113—116, 119—120, 135, 146—147, 153, 155, 162, 176, 180—181, 183, 186, 188, 206, 217, 229, 232, 291—293, 309, 314, 317, 358, 378, 392—394, 402—404, 411, 421, 425—426, 430—431, 434, 440
— аналогичные 57—58, 136—137, 142, 369
— врожденные 126
— единичные 87, 424
—, законы 23, 28—29, 118—142, 167, 173—174
— индивидуальные 218, 230
— инстинктов 210, 212—213, 218, 229, 421
— количественные 181
— коррелятивные 28—29, 126—128, 141, 407, 425, 427, 432
— —, законы 43
— наследственные 51, 213, 218, 235
— незначительные 47, 78, 203, 396, 405, 412—413
— ненаследственные 29, 51
— неопределенные 187, 196
— неустойчивые 182
— почковые 27—28, 178
— последовательные 41, 177, 369, 385—386, 388, 412
— при доместикации 22—23, 25—50, 83, 205
—, причины 22, 118, 167
—, происхождение 40
— простые 140
—, размер 413
— слабые 23, 43, 46, 66, 105, 126, 161, 165, 167, 177, 182, 211, 230, 383—385
— спонтанные 166, 168, 177—178, 193, 210, 213, 230, 412, 436
—, термин 51
—, частота 57
— элементарные 137
Варьирующие формы *см.* Формы варьирующие
Вид, определение 51, 134
—, термин 51, 57, 59, 411, 417

Видовые признаки *см.* Признаки видовые
— формы *см.* Формы видовые
Видообразование *см.* Виды, образование
Виды *см.* также Разновидности, формы 25, 30—31, 37, 45, 53, 65, 70—71, 74, 80, 82, 92—94, 97, 102—104, 114—115, 119, 123, 127—129, 131—133, 136—137, 140—142, 147, 150—151, 153, 157, 160—161, 164, 170, 175, 178, 182, 184, 189—190, 193, 195—198, 200—205, 208, 210—212, 214, 216—221, 228, 230, 232—233, 237—239, 257, 264, 271, 278, 280—281, 306, 318, 332, 365—367, 369—371, 380—381, 392, 403, 407, 415, 417, 421, 425, 427—428, 432, 434—435, 445
— аберрантные 372
— аборигенные 34, 40, 50, 139, 402
— альпийские 328, 330, 353
— арктические 329
— близкие (близкородственные) 31, 38, 40, 61, 63—64, 130, 133, 135, 144, 148, 172, 206, 235, 244, 260—261, 282, 312, 317, 321, 330, 334, 338, 340—341, 343, 352—353, 356, 363, 381, 391, 404, 408, 410, 418
— ботанические 14
— вариабельные 138
— варьирующие 146, 300
— вымершие 24, 36—37, 109, 117, 123, 211, 267, 280, 284, 291, 295, 301—307, 311, 428
—, взаимозависимость 72—76
—, вымирание 294—301, 312—313, 337, 343, 355, 357, 372—374, 394, 398—401, 405, 408, 410, 419, 422, 442—444
— —, причины 79—80, 83, 275, 292, 296
—, группы 65, 128, 131, 133—135, 148, 153, 206, 251, 283—290, 293—295, 297—298, 300—303, 305, 308, 312—313, 317, 341—342, 356—357, 367, 381, 385, 399, 404, 408, 418, 445
— диморфные 54, 254—255
— домашние 32, 186
— доминирующие 60—61, 64, 100, 115—116, 300, 313, 358, 372, 400, 405, 419, 421, 426, 440
— естественные 32, 205, 266, 402
— замещающие 55, 144—145, 147, 206, 307, 312, 336, 353, 356, 410
— зарождающиеся 59—63, 65, 101, 109, 248—249, 300, 353, 358, 404
— и разновидности, трудности их различения 13, 18, 31—32, 54—59, 62—64, 413
— идентичные 331, 337—338, 410, 418
—, изменчивость 23, 176, 246, 272, 292, 318
— изолированные 156
— ископаемые 206, 271, 280, 284, 312
— истинные 31, 54—55, 58, 64, 167, 414, 416
—, взаимозависимость их 72—76
— местные 353
—, модификация 11—14, 16, 18—19, 22, 24, 96—98, 100, 104—110, 131, 135, 158, 271, 309, 337—339, 343, 348—349, 351, 353—355, 365, 409, 412
—, мутабильность 413—414
— настоящие 56, 414
— неизменные 12, 19, 338
— несомненные 55—56, 181, 255, 257, 397
—, образование 17, 61—62, 97—100, 104—110, 114—115, 145, 184, 203, 205, 207, 217, 249, 294, 319—320, 347, 352, 404—406, 420, 430
— обычные 60—61, 146, 192
— первоначальные 108
— пещерные 123
— подлинные 46
— полиморфные 79, 176, 431
— постоянные 15
— предварительные 58
— признанные 258, 414
—, происхождение 12—24, 39—40, 64, 104—110, 113, 123—124, 131—132, 134—137, 143—144, 286, 300, 320—321, 359, 366—367, 379, 395, 398, 407—408, 418, 445
— промежуточные 108—109
—, распространение *см.* также Распространение географическое 24, 63, 99, 115, 124, 145—147, 204, 300, 319—320, 322—326, 328—332, 334—357, 398, 404, 442
— редкие 100, 115, 146, 295—296
— родительские 239—240, 242, 255, 397, 430—431
— родоначальные 32, 108—109, 267, 279, 297, 311
— родственные 138, 142, 144—145, 147, 206, 276, 283—290, 394, 398—399, 442
— самостоятельные 54, 56—57, 59, 88, 312
—, скрещивание *см.* Скрещивание видов
— сомнительные 54—60, 63, 106, 205—206
— соприкасающиеся 372
— сотворение 11, 16
— стерильность *см.* Стерильность при скрещивании видов
— триморфные 254—255
—, трансмутации идея 283

— фитофагические 56
— хорошие 54—55, 57, 64—65, 101, 246, 259, 416, 426, 444
— хорошо (отчетливо) выраженные (различимые, различающиеся) 36, 38, 145, 243, 246, 256, 279, 351, 353—354
— чистые 237—238, 240, 242, 244, 247, 255, 263, 436
— широко распространенные 60—61, 115—116, 118, 300, 312, 318, 358, 400, 419
—, эволюция 200
— эндемичные 115, 346—347, 349, 353, 356
Возврат к признакам предков *см.* также Реверсия 30—31, 38, 137—138, 140, 142, 166, 261
Время геологическое 267—271, 413
Вторичные половые признаки *см.* Признаки половые вторичные
Второстепенные формы *см.* Формы второстепенные
Выживание (переживание) наиболее приспособленного *см.* также Отбор естественный 66, 79, 81, 99, 112, 116, 119, 155, 165, 176, 314, 404, 426
Вымершие виды *см.* Виды вымершие
— формы *см.* Формы вымершие
Вымирание видов *см.* Виды, вымирание
— и естественный отбор 99—100, 107—108, 116—117, 144
—, принцип 107
Высота организации, критерий 111, 182, 307—308

Географическое распространение органических существ *см.* Распространение географическое
Геологическая летопись, неполнота *см.* Летопись геологическая, неполнота
Геологическая последовательность *см.* Последовательность геологическая
Геологические формации *см.* Формации геологические
Геологическое время *см.* Время геологическое
Геометрическая прогрессия возрастания численности *см.* Численность, геометрическая прогрессия возрастания
Гермафродитные формы *см.* Формы гермафродитные
Гермафродиты 91, 94—95, 131, 321, 366, 382
Гибридизация 23, 57, 143, 237—264
Гибриды 92, 139—141, 261, 389, 407—408, 426, 435—437
—, изменчивость 260—261, 264
—, стерильность 11, 27, 50, 237—239, 241—247, 256, 259—264, 397—398, 423, 435—436, 446—447
— —, причины 11, 238, 248—253
—, фертильность 11, 38, 239—246, 256, 259, 264
Гомологии 375—379, 391
— сериальные (серийные) 11, 377—378, 394
Градации 53, 122, 143, 148, 153, 155, 159, 186, 189, 191, 196—200, 203—204, 206, 233, 243, 246, 277—282, 302, 387, 396, 416—417, 423, 428—429, 441
— инстинктов 211, 218, 230
— признаков 11, 183
—, принцип 18, 223, 408
— промежуточные 54, 72
Группы 11, 13, 39, 58, 60—64, 96, 103—104, 109—110, 112—113, 117, 137—138, 157, 160, 179—181, 190, 197, 200, 202, 282, 310, 314, 318, 346, 348, 351, 356, 358—365, 368—370, 372—375, 381, 386—388, 394—396, 398, 405, 409—410, 415, 434, 441
— аберрантные 372, 418
— видов *см.* Виды, группы
— доминирующие 110, 313, 372, 405, 419
— полиморфные 132

Дивергентные формы *см.* Формы дивергентные
Дивергенция признаков 23, 60, 63, 101—110, 114, 116—117, 303—304, 313, 359, 372—374, 394, 405, 410, 416, 419
—, принцип 101—102, 105
Диморфизм 53, 89, 179, 253—256, 263, 397, 422, 424, 435
Доктрина Мальтуса 23, 67
Доктрина утилитарности 168—172
Домашние животные *см.* Животные домашние
— формы *см.* Формы домашние
Доместикация 27, 32, 37—39, 52, 78, 83, 86—87, 100, 141, 205, 214—215, 231, 242—243, 257—258, 264, 384, 397, 402—403, 423, 437
Доминирование 60—61, 300
Доминирующие группы *см.* Группы доминирующие
— формы *см.* Формы доминирующие

Единство типа, термин 375
Естественная классификация *см.* Классификация естественная

Естественный отбор *см.* Отбор естественный
Естественная система *см.* Классификация естественная

Животные домашние (одомашненные) 13—14, 17, 22—25, 27—28, 31, 38, 43, 45—46, 48—50, 68—69, 75, 80, 86, 120, 124—125, 131—132, 154, 167, 186, 213—215, 235, 242, 253, 257—258, 347, 357, 427, 431
— происхождение 32—34, 124, 422, 425

Законы вариации *см.* Вариации, законы
— единообразной изменчивости 136
— единства типа и условий существования 172—174
— компенсации *см.* Законы роста
— корреляции *см.* также Законы роста 29, 83, 127—128, 166, 417, 431
— коррелятивных вариаций *см.* Вариации коррелятивные, законы
— общего эмбрионального сходства 382
— наследственности *см.* Наследственность, законы
— прогрессивного развития 13, 236
— роста 166—168, 173—174, 178, 180—181, 184, 247, 402, 428, 432
— стерильности 243—248, 263
— эмбриологии 30

Изменчивость 27, 52—53, 80, 95, 130, 132, 135, 162, 205, 402—403, 407, 419, 422, 425, 427—428, 434, 439
— видов *см.* Виды, изменчивость
— гибридов *см.* Гибриды, изменчивость
— генеративная 133
— домашних пород 35—37, 39, 41
— домашних рас 40
—, законы *см.* Законы единообразной изменчивости
— индивидуальная 65
— колеблющаяся 186
— неопределенная 26
— определенная 26
— помесей 260, 264
— признаков 131, 134—135, 142, 428
—, причины 25—28, 49, 119, 134, 261, 423—424
— спонтанная 178, 402
— флюктуирующая 118
Изначальные формы *см.* Формы изначальные
Изоляция 80, 238, 316, 318, 398
— и образование видов 96—98, 424, 440
Индивидуальные различия *см.* Различия индивидуальные
Инстинкт 23, 27, 143, 209—236, 396, 407—408, 417, 434
—, вариации *см.* Вариации инстинктов
—, градации *см.* Градации инстинктов
— домашние 213—214
— естественные 213—214
— и привычка 209—210, 212—219, 230, 234—235, 408
— кукушки 215—218, 236, 423—424
— медоносной пчелы 210, 222—229, 231
—, модификации *см.* Модификации инстинктов
— molothrus 218—219
— муравьев (рабовладельческий) 210, 219—222, 236
—, несовершенство 218, 235, 408
—, определение 209
— происхождение 210—211, 216—218, 222, 230
— специальные 215—229
—, термин 209
— тлей 211
Ископаемые формы *см.* Формы ископаемые

Классификация 23, 117, 133, 181, 259, 302, 358—367, 415, 417, 423, 434, 441, 445
— естественная 303, 359—360, 363—366, 368, 374—375, 388, 393—394, 405, 411
— разновидностей 101, 365—366
—, принцип генетический 182, 434
Климат, воздействие 70—71, 79—81, 83, 119, 122, 124—125, 167, 176, 247, 265, 285, 300, 315, 320—321, 328—332, 334—339, 355, 398, 409, 430, 442—443
— и борьба за существование *см.* Борьба за существование и климат
Коадаптации 15, 22, 65, 99, 119, 186, 208
Конвергенция признака 114—115, 421, 426
Конкуренция 14, 60, 66, 71, 76—77, 88, 97—100, 103—104, 107, 112—115, 123—124, 144—145, 171, 173—174, 185, 187, 292, 295—297, 307, 318, 336—337, 343—344, 346, 351, 355, 359, 403, 406, 418, 427, 440—441, 444
—, принцип 266, 292
Корреляция 28—29, 83, 165, 167, 177, 230—231, 362, 376, 421, 431—432, 437
Крайние формы *см.* Формы крайние
Критерий повышения (высоты) организации *см.* Высота организации, критерий

Летопись геологическая, неполнота (несовершенство) 23, 144, 207, 265–290, 308, 312, 314, 400–401, 408, 418
Локальные формы *см.* Формы локальные

Миграция *см.* также Виды, распространение 267–277, 282, 292, 312, 316–317, 322, 328–329, 331, 336–338, 340–341, 343, 349, 353, 355–357, 398–399, 409–410, 418, 430, 441, 442–444
— и образование видов 96
Мимикрия 188, 370
Модификации 16, 26, 82–83, 121, 123, 128, 142, 144, 146–147, 152, 167, 172, 176–182, 187, 204–205, 207, 210, 233, 263, 282–283, 292, 311, 318, 357, 360, 363, 366, 376 377, 390, 395, 402, 415, 425, 431, 445, 447
— аналогичные 379
— инстинктов 210, 224, 228–229, 231–232, 235, 408
— коррелятивные 231
— наследственные 91, 120
— слабые (ничтожные) 80, 151, 156, 165, 210, 228–229, 231–232, 235, 279, 376, 421, 432, 445, 447
—, причины 13, 167–168, 434
Модифицированные формы *см.* Формы модифицированные
Модификация 11, 22, 24–25, 29, 41, 44–45, 49, 51, 79–81, 83, 86, 88, 90, 95, 99, 102–103, 106, 113, 116, 118, 126, 132–133, 141–144, 149–152, 154, 157, 162–166, 170–171, 173, 176, 178–179, 182, 186, 188, 196, 198, 200, 206, 213–215, 218, 222, 229–231, 234, 265–266, 270–271, 277, 279–280, 291–294, 300–301, 305, 308, 312–313, 317–318, 320–321, 329–331, 336, 338–339, 344–345, 365, 371–378, 379, 385–386, 392–394, 396, 398–400, 402, 405, 407, 409–410, 412, 421, 423, 425, 430, 433, 437, 439, 446
— видов *см.* Виды, модификация
—, трудности теории происхождения посредством модификации *см.* Отбор естественный, трудности теории
Морфология, термин 375
Мутации 307, 399, 413

Надвид 117
Наследование 26, 29–30, 66, 78, 83, 87, 90, 95, 105, 110, 113, 120–121, 134–136, 142, 153, 159–162, 164, 182, 184, 193, 195, 210, 212–214, 218, 230–232, 234–235, 264, 293, 297, 303, 309, 313, 359, 364, 367, 369, 373, 376, 379, 384–388, 392, 394–395, 402, 405, 407–408, 411–412, 417, 421, 427, 430, 446
Наследственность 29–30, 38, 49, 96, 108, 117, 126, 128, 168, 203, 210, 215–216, 317, 320, 373, 378, 390, 393, 395, 411, 419
—, законы 30, 40, 136, 192–193, 358
—, принцип 23, 116, 235, 314, 318, 350, 366, 374, 386, 393
Низшие формы *см.* Формы низшие
Новые формы *см.* Формы новые
Нормальные формы *см.* Формы нормальные

Оплодотворение 74, 89, 127, 163–164, 169, 178–179, 239–240, 243–245, 250–251, 254–255, 258–259, 390, 406, 432–433, 435
Опыление 74, 92–94, 163–164, 172, 239–240, 243, 248, 254, 422, 424, 433, 435–436
Органические формы *см.* Формы органические
Органы, специализация 111, 130, 132, 141, 142, 173, 182, 307, 314, 409
— —, принцип 195
—, редукция 121–122, 129, 168, 390, 392–393, 395, 411
—, рудиментарные 11, 120–121, 129–130, 132, 137, 142, 179, 182, 196, 233, 361, 367, 375, 387, 389–395, 411–412, 415–417, 422, 424, 428, 433–434, 446
— —, происхождение 392
—, употребление и неупотребление 13, 28, 49–50, 59, 121–123, 129, 141, 150, 159, 174, 183–185, 187, 193, 195, 203, 210, 215, 234–235, 385, 390, 392–393, 395, 402, 407, 411–412, 417, 419, 421, 428
— электрических рыб 11, 159–160, 369, 423
Отбор бессознательный 43–47, 50, 81, 86–87, 95, 184, 206, 214–215, 270, 402, 437
— естественный 11, 17, 23–24, 46, 52–53, 59, 78–117, 119, 121–123, 125–135, 137, 142, 212–213, 217–219, 222, 225, 228, 248–249, 262–263, 265, 291–292, 307–308, 317–318, 337, 346, 352, 357–358, 361, 368–369, 371, 274, 377, 385–386, 390, 392–395, 403, 406, 411–412, 419, 423–427, 435, 437
— —, обстоятельства, благоприятные для отбора 95–99
— —, определение 79
— —, примеры воображаемые 86–91
— —, принцип 13, 15, 17, 116, 152, 155, 172–174, 176, 232, 234, 408, 416, 431

— —, теория 17, 19, 218, 248, 267, 283, 296, 299, 313, 376, 378, 396, 399, 404, 407, 410, 412
— — —, возражения 91, 175—208, 229—235, 266, 399—404, 422, 429—434
— — —, трудности 23, 143—174, 396—404
— — — — особые 159—165
— —, термин 66, 79, 421
— искусственный 205
— кумулирующее действие 41—42, 50, 59, 83, 119, 126, 132, 134, 210—211, 215, 234—235, 396, 404—405, 436
— методический 43, 46, 50, 81, 86, 95, 167, 184, 214—215, 270, 402, 437
— половой 84—86, 116, 134—135, 166, 169—170, 406, 429
— —, определение 84—85
— производимый человеком 14, 18, 23, 29, 40, 66, 70, 81, 83, 86, 95, 99, 101, 119—120, 131—132, 146, 177, 214—215, 384—385, 402—404, 428
— —, обстоятельства, благоприятные для отбора 47—49
— —, принцип 41—43, 78, 178

Паразитизм 73, 129
molothrus 218—219
— кукушки 215—219
— пчёл 219
Партеногенез 91, 380
Первопричина творческая 16
Первоначальные формы *см.* Формы первоначальные
Переживание наиболее приспособленного *см.* Выживание наиболее приспособленного
Переходные формы *см.* Формы переходные
Подвиды 58—59, 65, 140, 330, 403—404
— географические 36, 39, 55
Подгруппы 110, 313, 369, 373
Подпороды 36, 39, 46—47, 50, 101, 125, 132, 136, 270
Подразновидности 58, 366
Подроды 63, 108—109, 117, 355
Полезность, принцип 104—105, 168
Полиморфные формы *см.* Формы полиморфные
Половой отбор *см.* Отбор половой
Помеси 38, 93, 140, 260—262, 264, 397
—, изменчивость *см.* Изменчивость помесей
—, скрещивание *см.* Скрещивание помесей
Породы 30, 34, 40—50, 100, 124—125, 132, 137, 146—147, 167, 184, 214, 231—232, 368, 402, 423, 428, 431, 437
— голубей 34—40, 46—47, 132, 136, 293, 306, 384—385, 425
— —, происхождение 36—40, 44, 140, 214, 266, 407
— лошадей 40, 44, 138—139, 321, 384
—, образование 101
—, происхождение 47, 50, 124, 167, 280
— собак 40—41, 43—44, 213, 384
— —, происхождение 32—34, 44, 242
Последовательность геологическая 23, 291—314
Прародительские формы *см.* Формы прародительские
Привычка 13, 28, 35, 40, 100, 102, 125—126, 141, 151—152, 166, 170, 172, 193—195, 202—203, 366, 421, 427
— и инстинкт *см.* Инстинкт и привычка
Признаки адаптивные 59, 360, 363, 368, 375, 394, 411, 417
— аналогичные 119, 137, 360, 368, 394
— анцестральные 38
— видовые 17, 54, 57, 133—135, 142, 158, 188, 206, 407, 425
— градации *см.* Градации признаков
—, изменчивость *см.* Изменчивость признаков
— морфологические 177, 179, 182, 360, 424, 433—434
— несущественные 82—83, 165, 178, 362, 367
— половые вторичные 131, 134—135, 142, 262
— —, термин 131
— промежуточные 245, 262
— расы 93
— реверсионные 137
— родовые 32, 133—135, 142, 188, 206, 407
— эмбриональные (эмбриологические) 363, 367, 375, 395, 411, 423
Принцип градации *см.* Градации, принцип
— дивергенции *см.* Дивергенция, принцип
— классификации *см.* Классификация, принцип
— конкуренции *см.* Конкуренция, принцип
— коррелятивного роста *см.* Рост коррелятивный, принцип
— наследственности *см.* Наследственность, принцип
— отбора *см.* Отбор естественный, принцип
— —, производимого человеком *см.* Отбор, производимый человеком, принцип
— полезности *см.* Полезность, принцип

— разделения труда *см.* Разделение труда, принцип
— реверсии *см.* Реверсия, принцип
— специализации *см.* Специализация, принцип
— финальности *см.* Финальность, принцип
Приспособление организмов *см.* Адаптации, адаптация
Прогресс 13, 15, 236, 439
— организации 205, 307, 314
Промежуточные формы *см.* Формы промежуточные
Прототип 33, 101, 283, 415

Разделение труда, принцип 89, 234
Различия индивидуальные 52—54, 59—60, 78, 87, 90, 95, 113, 115, 118, 147, 167, 176, 178, 292, 383, 396, 424—425, 427
— и отбор 47, 79—80, 82, 402—404
— морфологические 182
—, определение 52
Размножение 15, 158, 167, 232, 246, 260, 270, 397, 403, 425
— бесполое 11, 380
— в неволе 27, 48, 124, 241, 398
— при доместикации 37—38
—, принцип 373
Разновидности 14, 15, 23, 25, 28—29, 40, 54, 54—65, 75, 78, 82—83, 86, 92—93, 95—100, 102, 104, 106, 116, 125, 128—129, 131, 134, 138, 141—142, 176, 206—207, 232, 238—239, 245, 247—249, 254—264, 275, 293, 296, 300, 313, 317, 321, 330, 335—336, 352—354, 358, 370—371, 374, 398, 402, 404, 408, 417, 426, 430, 435, 437, 442, 445
— ареал *см.* Ареал разновидностей
— домашние (домашних животных) 30—34, 36—37, 42, 44—46, 48—49, 258, 260, 267, 368, 384
— естественные 258, 260, 267, 403
— классификация *см.* Классификация разновидностей
— локальные 88, 279—280, 282, 312, 400, 427
—, образование 18, 88, 98, 104—110, 119, 172, 406, 425, 427, 431
—, определение 101
— переходные 144, 147, 276, 282
— признанные 63—64, 147, 394
—, происхождение 22—23, 104—110, 125, 136, 264, 384
— промежуточные 53, 95, 144—148, 172, 265—166, 276—282, 306, 399, 405, 424
— простые 57, 90
—, распространение 63—64, 279—280, 282
— растений культурных 25
— смежные 95
—, термин 51, 57, 59—60, 411
—, фертильность *см.* Фертильность разновидностей
— фитофагические 56
— хорошо (отчетливо, резко) выраженные 57, 59—62, 65, 88, 101, 105, 107, 137, 146, 407, 417, 427, 444
— человека 14
Распространение видов *см.* Виды, распространение
— географическое 11, 16, 19, 21—23, 57, 98, 309, 311, 315—357, 363, 367, 397, 409, 424, 426, 442—444
— растений *см.* Растения, распространение
— рыб *см.* Рыбы, распространение
— (расселение), способы 321—328, 348, 355, 398—399, 402, 409—410, 418
Растения культурные (домашние) 13, 22, 25, 31, 49—50, 75, 80, 89, 125, 257—258, 261, 422
— —, распространение 61, 68, 72, 76—77
— —, расы *см.* Расы культурных растений
Расы географические 36, 55, 140, 331, 404, 430
— домашние (домашних животных) 30—32, 39—40, 42—43, 45—46, 95, 106, 136, 176—177, 205, 242—243, 257
— —, образование 26, 40, 48, 217, 437
— —, происхождение 33—34, 40, 49—50, 205, 242, 253
— естественные 205
— культурных растений 31
— людей (человека) 14, 169, 187, 365, 445
—, происхождение 14, 176, 205
Реверсия *см.* также Возврат к признакам предков 30—31, 38, 49, 95, 132, 135—137, 142, 205, 216, 261—262, 407, 421, 427—428, 431—432
—, принцип 38
Регресс организации 113, 205, 382—386, 409
Редукция органов *см.* Органы, редукция
Родительские формы *см.* Формы родительские
Родоначальные формы *см.* Формы родоначальные
Роды, образование 104—109, 359
Рост коррелятивный, принцип 49, 177
Рудиментарные органы *см.* Органы рудиментарные
Рыбы, распространение 11, 285

Самооплодотворение 92, 94, 96, 258
Самоопыление 92—93, 244
Сила творческая 16, 19
Скачки внезапные 15, 165, 435
Скрещивание 15, 30—31, 52, 75, 87—90, 115, 126, 176, 179, 238, 240, 247, 345, 422, 425—426, 430—431, 433—436, 446—447
— близкое (близкородственное) 72, 242, 253
— видов 23, 27, 34, 45, 48, 50, 93, 98—99, 139, 141, 143, 238, 240—245, 247—248, 252, 255—264, 389, 397—398, 413
— — реципрокное 245—246, 249, 252—256, 261, 263, 397, 437
— внутривидовое 253
— домашних пород 33—34, 36—39, 41—44, 50, 136—140, 213, 242—243
— особей 37, 91—95, 247, 253, 262, 397, 437
— помесей 34, 37
— разновидностей 23, 31, 91—92, 95—96, 143, 248, 258—262, 264, 397—398, 408, 413, 427
— рас 34, 45, 242
— свободное 31, 56, 95—96, 99, 145, 182, 184, 206, 237, 240—241, 292, 321
форм 13, 36, 238, 246, 253, 257, 262—264, 397
Сомнительные формы *см.* Формы сомнительные
Специализация органов *см.* Органы, специализация
Спорты 27, 425
Стации 61, 68, 102—103, 107, 113, 116, 176, 317, 426, 431
Стерильность 27, 38, 200, 230—235, 247, 424
— гибридов *см.* Гибриды, стерильность
—, законы *см.* Законы стерильности
— при скрещивании видов 23, 143, 237—238, 243, 246, 254—258, 260, 262—264, 397—398, 413, 423, 436—437
— —, причины 238, 248—253, 263
—, степени 238—243, 249—250, 254, 258, 262—263
Ступени организации 15, 112
Сукцессия типов, закон 310—311
Сходства аналогичные 11, 367—372
— эмбриональные 207, 380—382

Творческая сила *см.* Сила творческая
Творческая первопричина *см.* Первопричина творческая
Творение, центры 319—321, 355
Теория градуальной эволюции *см.* Эволюция, теория
— естественного отбора *см.* Отбор естественный, теория
— творения 18, 165, 344, 348, 377, 394, 405, 407, 410
Типовые формы *см.* Формы типовые
Типы первоначальные 15
— родоначальные (родительские) 29, 205, 261
— устойчивые 20
Триморфизм 53, 179, 253—256, 263, 397, 422, 424, 435

Уклоняющиеся формы *см.* Формы уклоняющиеся
Употребление и неупотребление органов *см.* Органы, употребление и неупотребление
Уродства 26, 28, 31, 39, 52—53, 86—87, 118, 126, 133, 205, 366, 383, 391—392, 425, 432
Условия жизни *см.* Условия существования, воздействие
— окружающие *см.* Условия существования, воздействие
Условия существования, воздействие 18, 59—60, 79—81, 96—97, 114—115, 136, 142, 145, 150, 168, 182, 211, 253, 263—264, 287, 292, 315, 398—399, 402, 434, 439
— косвенное 25—27, 49, 118, 419, 428
— непосредственное (прямое) 13, 15, 25—26, 40, 49, 51, 97, 118—119, 166, 174, 178, 407, 412, 417, 419, 432
—, законы 174
Учение Ламарка 235
— Мальтуса *см.* Доктрина Мальтуса
— Негели 181
— Палласа 258
— о естественном отборе *см.* Отбор естественный, теория

Фертильность 11, 230, 232, 234, 241, 262, 447
— при скрещивании 23, 38, 92, 96, 143, 239—240, 243—246, 248—249, 253—256, 263—264, 423, 436—437
— разновидностей 238, 257—260, 264, 397—398, 413, 421, 424, 446
Филогения 375, 424
Финальность, принцип 18
Формации геологические 57, 114, 206—207, 265, 267—269, 271—285, 287—289, 291—301, 304—305, 311—314, 316, 333, 375, 399—401, 408, 418, 421, 423—424, 438, 440
Формы 12—13, 53—54, 97—98, 122—123, 147, 152, 159, 172—174, 181, 186—187,

192, 238, 253–256, 259, 272–273, 275, 277–280, 284–286, 290, 292–293, 298–310, 318, 320–322, 329, 337, 355, 359–360, 364, 366, 369, 371, 385, 387, 404, 407, 411, 414, 417–419, 421, 423–424, 426, 434–435, 437, 440, 442–443, 447
— аборигенные 30–31, 33, 36, 38, 42, 48, 441
— альпийские 329, 331, 337
— аномальные 98
— арктические 329–330, 336
— бесполые 233
— близкие (близкородственные) 52, 54, 58–59, 64, 76, 92, 100, 146, 162, 245, 266, 297, 307, 310–311, 331, 334, 339, 363, 367, 409
— варьирующие 55
— видовые 11, 114–115, 142, 248, 265, 276, 282, 296, 306–307, 312, 349, 398, 400
— второстепенные 150
— вымершие 11, 109, 154, 156, 164, 291, 297, 303–304, 309, 312–314, 332, 374–375, 388, 399
— гермафродитные 54
— дивергентные 283
— диморфные 394, 397
— домашние (одомашненные) 18, 25, 49, 51, 78, 87, 101–102, 128, 206, 242, 258, 296, 392, 398, 402–403, 417
— доминирующие 60–61, 64, 300, 311, 313, 317, 336–337, 405, 408
— идентичные 335
— изначальные *см.* также Перво- и родоначальные 17
— ископаемые 98
— исходные 30
— крайние 55–56, 233–234, 280, 367
— локальные 55, 422, 430
— местные 344, 355
— модифицированные 23, 88, 100, 105, 430
— низшие (низкоорганизованные) 112–113, 116, 292, 309, 354, 378, 416, 441
— новые 15, 19, 23, 80, 97–98, 100, 112, 144, 207, 271, 297, 307, 312–313, 336, 338, 355, 408, 415
— нормальные 126
— органические 78, 287
— островные 344–346
— первоначальные *см.* также Изначальные и родоначальные 88, 413, 422
— переходные 143–144, 164, 184, 279, 282–283, 289, 439
— прародительские 156, 388
— пресноводные 340–343
— промежуточные 19, 54, 56, 58, 64, 107, 116, 138, 146, 266, 302, 305, 314, 373, 399, 416, 431
— простейшие 13, 112, 201
— родительские 36, 144, 239, 243, 246, 248, 261–262, 264, 366, 386, 427, 431
— родоначальные 19, 31–32, 40, 45, 105–106, 108–109, 120, 124, 144, 148, 167, 215, 265–266, 279, 282–283, 293, 400, 410
— родственные 182, 280, 297, 331–332, 394, 399, 425, 434, 444
— сомнительные 54–57, 62–63, 65, 330, 353, 400, 410
— субарктические 330
— типовые 17
— триморфные 255, 397
— туземные 175, 309, 321, 337
— уклоняющиеся 118
— умеренные 330–331, 334–336
— фитофагические 56
— циркумполярные 329
— чистые 239, 243, 246, 261
— широко распространенные 336
— экваториальные 336
— эндемичные 171, 337, 344, 348, 350, 356, 410

Человек, происхождение 419
Численность, геометрическая прогрессия возрастания 23, 67–69, 100–111, 115, 403–405, 419

Эволюция 205, 415
—, теория 206, 283
Эмбриональное сходство *см.* Сходство эмбриональное

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие 5

Дополнения и поправки к шестому изданию 9

Исторический набросок развития воззрений на происхождение видов, предшествовавших публикации первого издания этого труда 12

Введение 21

Глава I. **Вариации при доместикации** 25

Причины изменчивости. — Действия, привычки и употребления или неупотребления органов. Коррелятивные вариации. Наследственность. — Общий характер домашних разновидностей. Трудности при различении разновидностей и видов. Происхождение домашних разновидностей от одного или нескольких видов. — Породы домашнего голубя, различия между ними и их происхождение. — Принципы отбора, принятые с древнейших времен, и их последствия. — Бессознательный отбор. — Обстоятельства, благоприятные для отбора, производимого человеком

Глава II. **Вариации в природе** 51

Индивидуальные различия. — Сомнительные виды. — Широко распространенные, наиболее расселенные и обычные виды наиболее варьируют. — Виды более крупных родов в каждой стране варьируют чаще, чем виды меньших родов. — Многие виды более крупных родов сходны с разновидностями в том, что они очень тесно, но не одинаково связаны друг с другом и имеют ограниченное распространение. — Краткий обзор

Глава III. **Борьба за существование** 65

Термин «борьба за существование» употреблен в широком смысле. — Геометрическая прогрессия возрастания численности. — Природа препятствий к возрастанию численности. — Сложные отношения всех животных и растений друг к другу в борьбе за существование. — Борьба за жизнь наиболее упорна между особями и разновидностями одного и того же вида

Глава IV. **Естественный отбор, или выживание наиболее приспособленного** 78

Половой отбор. — Примеры действия естественного отбора, или выживание наиболее приспособленного. — О скрещивании особей. — Обстоятельства, благоприятствующие образованию новых форм посредством естественного отбора. — Вымирание, вызываемое естественным отбором. — Дивергенция признака. — Вероятные следствия действия естественного отбора путем дивергенции признака и вымирания потомков одного общего предка. — О степени, до которой имеет тенденцию достигать организация. — Конвергенция признака. — Краткий обзор главы

Глава V. **Законы вариации** 118

Последствия усиленного употребления и неупотребления органов, контролируемых естественным отбором. — Акклиматизация. — Коррелятивная вариация. — Компенсация и экономия роста. — Многократно повторяющиеся, рудиментарные и низкоорганизованные органы изменчивы. Часть, чрезмерно или исключительным образом развитая у какого-нибудь вида по сравнению с этой же частью у близких видов обнаруживает наклонность к сильной изменчивости. — Признаки

видовые более изменчивы, чем родовые. — Вторичные половые признаки изменчивы. — Различные виды представляют аналогичные вариации, вследствие чего разновидность какого-либо вида нередко приобретает признак, свойственный родственному виду, или возвращается к некоторым признакам более раннего предка. — Краткий обзор

Глава VI. **Трудности теории** 143

Об отсутствии или редкости переходных разновидностей. — Об органических существах с особым образом жизни и строением, об их происхождении и переходах между ними. — Органы крайней степени совершенства и сложности. — Формы перехода. — Особые трудности естественного отбора. — Органы, кажущиеся маловажными, подвержены естественному отбору. — Насколько верна доктрина утилитарности; как приобретается красота. — Краткий обзор. Законы единства типа и условий существования охватываются теорией естественного отбора

Глава VII. **Разнообразные возражения против теории естественного отбора** 175

Глава VIII. **Инстинкт** 209

Наследственные изменения привычки или инстинкта у домашних животных. — Специальные инстинкты. — Возражения против теории естественного отбора в ее приложении к инстинктам; бесполые и стерильные насекомые. — Краткий обзор

Глава IX. **Гибридизация** 237

Законы, управляющие стерильностью первых скрещиваний и гибридов. — Происхождение и причины стерильности первых скрещиваний и гибридов. — Реципрокный диморфизм и триморфизм. — Фертильность разновидностей при скрещивании и их помесного потомства не универсальна. — Сравнение гибридов и помесей независимо от их фертильности. — Краткий обзор

Глава X. **О неполноте геологической летописи** 265

О течении времени, как это следует из скорости отложения осадков и размеров денудации. — О бедности наших палеонтологических коллекций. — О перерывах в геологических формациях. О денудации гранитных областей. Об отсутствии многочисленных промежуточных разновидностей в каждой отдельной формации. — О внезапном появлении целых групп родственных видов. — О внезапном появлении групп родственных видов в самых нижних из известных нам слоев, содержащих ископаемые

Глава XI. **О геологической последовательности органических существ** 291

О вымирании. — О формах жизни, изменяющихся почти одновременно на всем земном шаре. — О родстве вымерших видов между собой и с ныне живущими формами. — О степени развития древних форм сравнительно с ныне живущими. — О сукцессии одних и тех же типов в пределах одних и тех же областей в течение позднейших третичных периодов. — Краткий обзор предыдущей и настоящей глав

Глава XII. **Географическое распространение** 315

Единые центры предполагаемого творения. — Способы расселения. — Расселение во время ледникового периода. — Чередование ледниковых периодов на севере и юге

Глава XIII. **Географическое распространение** (продолжение) 340
Пресноводные формы. — Об обитателях океанических островов. — Отсутствие на океанических островах Batrahians и наземных млекопитающих. — О связи между обитателями островов и обитателями ближайшего материка. — Краткий обзор предыдущей и настоящей глав

Глава XIV. **Взаимное родство организмов; морфология; эмбриология; рудиментарные органы** 358
Классификация. — Аналогичные сходства. — О природе родства, связывающего органические существа. — Морфология. — Развитие и эмбриология. — Рудиментарные, атрофированные и абортивные органы. — Краткий обзор

Глава XV. **Краткое повторение и заключение** 396

Я. М. Галл, Я. И. Старобогатов. Комментарий 420

Я. М. Галл. Смена эволюционных концепций в раннем творчестве Чарлза Дарвина 448

А. В. Яблоков. Зарождение теории естественного отбора в Записных книжках Ч. Дарвина 476

Я. М. Галл. К истории создания «Происхождения видов» 485

А. Л. Тахтаджян. Дарвин и современная теория эволюции 517

Именной указатель. (Составитель *М. Б. Конашев*) 551

Предметный указатель. (Составитель *М. Б. Конашев*) 557

Научное издание

ЧАРЛЗ ДАРВИН

Происхождение видов путем естественного отбора, или сохранение благоприятных рас в борьбе за жизнь

Изд. 2-е, дополненное

Утверждено к печати Редколлегией серии «Классики науки» Российской академии наук

Лицензия ИД № 02980 от 06 октября 2000 г. Подписано к печати 19.10.2001.
Формат 70 × 90 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура обыкновенная. Печать офсетная.
Усл. печ. л. 41.5. Уч.-изд. л. 45.8. Тираж 1000 экз. Тип. зак. № 4162. С 189

Санкт-Петербургская издательская фирма «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, Менделеевская лин., 1
main@nauka.nw.ru

Санкт-Петербургская типография «Наука» РАН
199034, Санкт-Петербург, 9 лин., 12

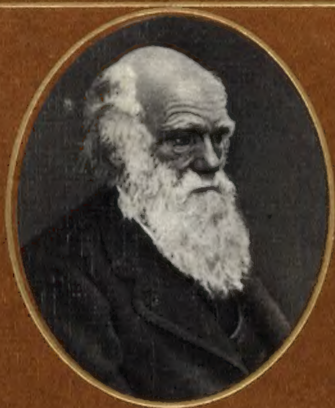


Чарлз ДАРВИН





КЛАССИКИ НАУКИ



Чарлз

ДАРВИН

«НАУКА»

КЛАССИКИ НАУКИ

Чарлз

ДАРВИН

«НАУКА»